INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE

MÉMOIRES

DEUXIÈME SÉRIE, FASC. 34

KONINKLIJK BELGISCH INSTITUUT VOOR NATUURWETENSCHAPPEN

VERHANDELINGEN

TWEEDE REEKS, DEEL 34

RECHERCHES

SUR

LA FORME ET LA MÉCANIQUE DE DÉVELOPPEMENT

DES

COQUILLES DES LAMELLIBRANCHES

PAR

LUCIEN LISON

ASSOCIÉ DU FONDS NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE.

BRUXELLES

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE

RUE VAUTIER, 31

1949

Distribué le 30 septembre 1949.

BRUSSEL

KONINKLIJK BELGISCH INSTITUUT VOOR NATUURWETENSCHAPPEN

VAUTIERSTRAAT, 31

1949

Uitgedeeld de 30 September 1949.

INTRODUCTION

Le raisonnement mathématique tient une place assez importante dans le présent travail; cependant, l'auteur aimerait qu'il fût compris avant tout comme une étude d'« Entwicklungsmechanik ».

Le lecteur verra qu'on essaie d'y résoudre en formules et en équations la forme d'un objet biologique. Mais cela n'a pas été considéré comme un but en soi, mais plutôt comme un moyen de déterminer les facteurs agissant lors du développement pour conditionner la forme de cet objet. On a cherché, en définitive, quel mode de croissance, quelle répartition de forces ou de facteurs de croissance agissent pour modeler cet objet suivant sa forme caractéristique. Le problème envisagé est donc avant tout celui de la causalité de la forme, et c'est bien là la principale préoccupation de l'embryologie causale.

Que la méthode adoptée ici soit profondément différente de celle de l'immense majorité des travaux d'embryologie causale moderne, nul doute sur ce point. On n'y expérimente pas, et l'on n'y a même pas recours à des « coupes dans le temps », à des descriptions de stades successifs, ce pain quotidien de l'embryologiste. Cependant, pour être peu employée, la méthode purement analytique qui a été choisie peut, elle aussi, constituer une voie d'attaque utile pour les problèmes du développement.

On est parti de la considération d'un objet biologique de forme relativement simple, la coquille des Mollusques, et plus particulièrement celle des Lamellibranches. Ces coquilles sont visiblement construites suivant une certaine régularité de forme, qu'il n'apparaît pas impossible de caractériser géométriquement. Une régularité de forme à l'état adulte fait supposer une régularité dans le mode de croissance. On pouvait donc augurer qu'une étude soigneuse de la géométrie des coquilles permettrait d'aborder l'analyse des facteurs de leur développement.

Ceci paraissait d'autant moins difficile, que la croissance des coquilles est d'un type tout spécial, qu'on peut appeler *croissance additive*, ou *appositionnelle*.

Dans la plupart des organes, la croissance est du type « à intérêts composés » (Huxley). Chaque élément nouveau résultant de la multiplication cellulaire est lui-même vivant; dès qu'il est formé, il participe immédiatement à l'activité de l'ensemble et se met pour son propre compte à produire du nouveau matériel. La croissance est donc multiplicative. Au contraire, dans une coquille

de Mollusque, la seule zone de croissance est la région du rebord libre (1). Là se superposent des strates calcaires successives, sécrétées les unes après les autres par le manteau. Ce matériel calcaire est mort, il ne se multiplie pas par lui-même. S'il s'accroît, c'est par l'*apposition* de nouveau matériel. La croissance est « à intérêt simple », additive. Dans la croissance multiplicative, chaque élément est en perpétuelle modification. Au contraire, dans la croissance additive, telle qu'elle est réalisée dans la coquille des Mollusques, chaque élément se trouve soustrait à tout remaniement ultérieur dès le moment même où il est formé, et reste perpétuellement figé dans la même forme (2).

On énonce presque un lieu commun en disant que la forme actuelle d'un organisme résume toute son histoire. Cela est vrai en théorie. Seulement, presque toujours, cette forme est si compliquée et cette histoire si embrouillée, qu'il est impossible, connaissant la forme, de reconstituer l'histoire, et réciproquement. Ici, dans les objets à croissance additive, l'histoire est en quelque sorte inscrite de façon indélébile dans la forme; plus encore, elle y est immédiatement lisible. Ne pouvons-nous pas déterminer sans le moindre effort le moment précis où diverses zones de la coquille sont apparues, rien qu'en l'examinant attentivement ? En effet, la région de l'ombilic est toujours historiquement la plus ancienne, tandis que le rebord libre de la coquille est toujours la région formée en dernier lieu.

Par conséquent, il suffira d'étudier soigneusement la forme d'une coquille adulte pour pouvoir reconstituer toute son histoire. Toute étude de mécanique de développement doit nécessairement se baser sur une étude d'embryologie descriptive. Cette étude d'embryologie descriptive, nous pourrons la faire entièrement et avec la plus grande précision sur *une* seule coquille *adulte*. On comprend tout de suite la division de ce travail en deux grandes parties, la première consacrée à l'étude aprofondie de la forme des coquilles des Lamellibranches, l'autre à l'étude proprement dite de leur mécanique de développement.

Pour atteindre une précision plus grande, on a fait un large appel aux méthodes mathématiques. Il est assez rare de voir utiliser le raisonnement mathématique en biologie. Cela tient, la plupart du temps, au fait que les problèmes biologiques sont trop compliqués et ne se laissent pas mettre en

---

(1) Ceci s'entend seulement pour la croissance en longueur et largeur, et non pas pour la croissance en épaisseur de la coquille. Celle-ci, comme on le sait, s'effectue partout à l'intérieur de la coquille, grâce à l'activité de l'ensemble du manteau. Cette croissance en épaisseur, processus purement interne, n'affecte pas la forme extérieure de la coquille. Comme c'est seulement celle-ci que nous étudierons, nous n'aurons pas à tenir compte de cette croissance en épaisseur.

(2) Dans une coquille de Bivalve, une région cependant peut subir des remaniements profonds pendant de longues périodes. C'est la charnière. Des épines, des indentations peuvent s'y déplacer en bloc sur des trajets relativement longs. Tout ce qu'on dira dans la suite de cet exposé ne concerne pas cette région.

équation. Ici, au contraire, la situation s'est révélée exceptionnellement favorable. La forme des coquilles est simple : la spirale logarithmique, que nous verrons être caractéristique des coquilles, est en effet une courbe très simple; quelle courbe plus simple pourrait-on imaginer que celle qui, partant d'un point, reste toujours semblable à elle-même ? Le développement de la coquille est simple aussi : la répartition des forces de croissance est très régulièrement ordonnée dans l'espace, et cette répartition ne se modifie pas pendant toute la croissance.

***

Il est classique, au début d'un mémoire, de faire le tour d'horizon des travaux antérieurs sur le sujet. Le nôtre sera vite fait.

Beaucoup de travaux ont été consacrés à l'étude géométrique des coquilles de Gastéropodes et l'on peut estimer que le principal a été dit à leur sujet. Faisant contraste, les Lamellibranches ont été presque entièrement négligés. HAAS, après avoir dépouillé, pour la rédaction de sa monographie dans le « Bronns Tierreich », un nombre considérable de travaux sur les Lamellibranches, — près de 3.000, — a souligné cette anomalie. Il n'a trouvé qu'une seule publication d'allure géométrique, celle de SPORN. Nous n'en connaissons pas d'autres, sauf quelques pages du livre de D'ARCY-THOMPSON : « Growth and Form », reprises ultérieurement et commentées par HUXLEY.

***

Ce nous est un agréable devoir de remercier ici tous ceux qui se sont intéressés à notre tâche et nous ont aidé de leurs conseils et de leurs suggestions.

Pour la partie mathématique de ce mémoire, nous devons beaucoup à M. le Prof[r] L. GODEAUX, qui, à maintes reprises, a bien voulu revoir notre travail et nous guider de son expérience éclairée. Le matériel biologique, nous le devons à la grande obligeance de M. le Prof[r] V. VAN STRAELEN, qui nous a ouvert l'accès des collections considérables de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. Avec le concours éclairé de MM. E. LELOUP et W. ADAM, nous avons pu ainsi étudier les Mollusques de la collection « DAUTZENBERG », une des plus riches du monde. Nous avons aussi tout spécialement examiné de nombreux exemplaires de la collection « PRINCE LÉOPOLD », consacrée aux Mollusques des Indes néerlandaises; les magnifiques spécimens de cette collection, dont beaucoup sont remarquables par leur grande taille et leur excellent état de conservation, se sont révélés un matériel très favorable aux mensurations.

RECHERCHES

SUR

LA FORME ET LA MÉCANIQUE DE DÉVELOPPEMENT

DES

COQUILLES DES LAMELLIBRANCHES

PREMIÈRE PARTIE

La forme géométrique des coquilles de Lamellibranches.

---

1. LAMELLIBRANCHES ET CONCHOÏDES.

On trouve couramment, dans des livres de vulgarisation ou des ouvrages généraux, l'idée — plus ou moins clairement exprimée — que la forme caractéristique des coquilles de Lamellibranches serait celle d'un *conchoïde*. Il ne nous a pas été possible de trouver la source de cette opinion. Elle paraît en tout cas très ancienne, comme l'indique l'étymologie du terme français « conchoïde » (κογχη = coquille; ειδος = semblable à), et plus encore celle du terme allemand « Muschellinie » (Muschel = moule, lamellibranche). On pourrait croire, au premier abord, qu'elle découle des travaux de géomètres qui auraient étudié la forme des coquilles de Lamellibranches et qui l'auraient trouvée être une conchoïde. Mais en réalité, les géomètres n'ont pas procédé ainsi : ils ont étudié *in abstracto* une certaine courbe, à laquelle ils ont trouvé *a posteriori* une certaine ressemblance avec le contour d'une coquille, et pour ce motif ils l'ont baptisée « conchoïde ». On a souvent procédé de la sorte et cherché un terme plus ou moins évocateur pour désigner une courbe géométrique; ainsi, par exemple, la « feuille » de DESCARTES, le « limaçon » de PASCAL. Ces termes n'impliquent

pas que l'objet en question n'ait rien de plus qu'une simple analogie avec la courbe mathématique. A notre connaissance, aucun géomètre n'a démontré que la forme des coquilles de Lamellibranches est une conchoïde, ni même tenté de le faire. C'est à cause d'une confusion verbale que l'opinion générale s'est accréditée.

C'est pourtant sur des prémisses aussi vagues que repose le seul travail quelque peu étendu sur la forme géométrique des coquilles de Lamellibranches, celui de SPORN. L'auteur, tout au début de son travail, après quelques mots de généralités, déclare d'emblée : « La courbure des coquilles correspond à celle de la conchoïde ou « Muschellinie ». Si, notamment, on pratique des coupes ayant une inclinaison quelconque par rapport au plan de fermeture des coquilles (plan de développement), on obtient pour les deux valves des lignes de section de la forme décrite. En réalité, cette courbe est donc aussi fondamentale pour le développement directionnel des valves de la coquille, et cela dans toutes les directions de l'espace ». Mais SPORN, trouvant probablement ces propositions toutes naturelles, ne tente même pas de les justifier, ni par voie expérimentale, — car son travail ne comporte aucune mensuration effectuée sur des coquilles, — ni par voie théorique, — car on y cherche en vain un exposé des raisons pour lesquelles on devrait se rallier à cette manière de voir. Dans le corps du travail de SPORN, on trouve principalement des considérations théoriques sur les propriétés mathématiques des conchoïdes, sur leurs variations d'aspect d'après les variations de leurs paramètres, et sur les types de conchoïdes qui seraient compatibles avec les conditions d'existence des animaux (possibilités de fermeture des valves, possibilités de locomotion). Le tout serait peut-être intéressant, à condition d'avoir commencé par le commencement, c'est-à-dire d'avoir montré que la forme des valves est bien celle d'une conchoïde.

C'est donc ce point, bien regrettablement oublié par SPORN, que nous allons examiner.

Rappelons tout d'abord ce qu'on entend par « conchoïdes ». Soient une courbe plane quelconque et un point fixe O, situé en dehors. Du point O, menons vers la courbe une sécante et portons sur elle deux points A′ et A″, situés de part et d'autre de la courbe, à une distance égale arbitairement choisie. Faisons tourner la sécante autour du point O comme centre. Le lieu des points situés à égale distance de la courbe sur la sécante est, par définition, la « conchoïde » de cette courbe. Le nombre de conchoïdes est infini, puisqu'il existe une infinité de courbes imaginables ayant chacune une infinité de conchoïdes possibles. Lorsqu'on parle de « conchoïde », au singulier, sans spécifier autrement, on entend habituellement la conchoïde de la ligne droite, ou conchoïde de Nicomède. Sa forme et sa construction sont représentées dans la figure 1 A; elle comprend deux branches rejoignant asymptotiquement la droite à l'infini.

Si, comme l'avait fait SPORN, on pratique, dans une coquille de Lamellibranche, une section perpendiculaire ou oblique par rapport au plan de

fermeture des coquilles et ne passant pas par la charnière, la tranche de section des deux valves offre parfois une certaine analogie avec une conchoïde de Nicomède, mais combien lointaine! C'est ce que montre la figure 1, où l'on a représenté en A une conchoïde de Nicomède construite point par point, et en B une coupe dans une coquille de *Cardium edule*; cette dernière figure a été obtenue en prenant une empreinte à l'encre grasse d'une tranche de section obtenue par sciage de la coquille et polissage ultérieur.

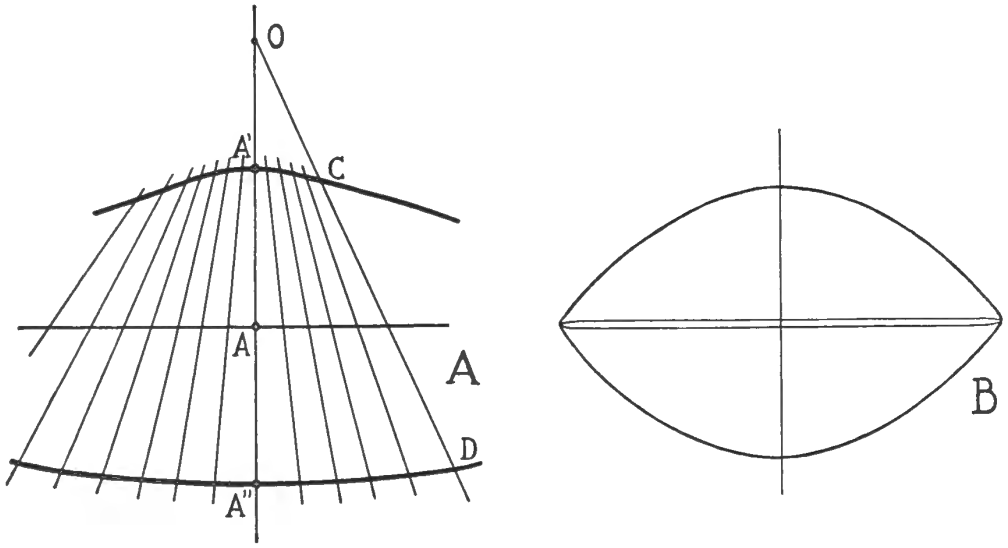

Fig. 1. — A : Construction de la conchoïde de Nicomède; celle-ci est le lieu géométrique des points situés à une égale distance de la droite AA' sur une sécante tournant autour du point O. — B : Coupe d'une coquille de *Mytilus edule* perpendiculaire au plan de fermeture des valves; ce profil offre une certaine analogie, mais combien lointaine, avec la conchoïde de la figure A.

Mais on voit tout de suite aussi que la ressemblance est très superficielle. De plus, dans tous les cas, les deux branches d'une conchoïde ne se rejoignent qu'à l'infini, tandis que les deux valves de la coquille s'appliquent l'une contre l'autre. Le puissant muscle adducteur des coquilles est là pour supprimer tout entrebaîllement, répond Sporn. Nous voulons bien, mais il n'en reste pas moins que la forme d'une tranche de section telle que 1 B n'est pas celle d'une conchoïde de Nicomède. Si l'on n'envisage que les régions des valves les plus hautes, c'est-à-dire les plus éloignées du plan de fermeture de la coquille, on pourrait les faire coïncider plus ou moins approximativement avec une certaine portion d'une conchoïde convenablement choisie; mais l'écart entre courbe théorique et courbe réelle devient tout de suite considérale dès que l'on envisage les régions latérales des valves. Évidemment, on pourrait, par tâtonnements, apporter des corrections, imaginer que chaque valve est non pas une branche de la conchoïde d'une droite,

mais une branche de la conchoïde d'une certaine courbe à déterminer; certes, on y arriverait, puisque toute courbe donnée peut être considérée comme une branche de conchoïde d'une autre courbe. Mais combien ce travail serait artificiel! SPORN va même plus loin : il imagine des courbes qui seraient construites sur le modèle des conchoïdes, mais telles que la distance prise sur la sécante à partir de la droite directrice ne serait pas constante, mais varierait avec l'angle suivant une certaine loi, par exemple suivant une progression arithmétique. D'après lui s'expliqueraient ainsi les formes les plus variées de coquilles.

En réalité, il y a dans ce travail et dans tout autre du même genre qu'on pourrait entreprendre — car un esprit imaginatif pourrait aller bien plus loin encore — une erreur fondamentale de méthode. C'est celle qui consiste à rechercher *par voie purement empirique* la forme d'une courbe réellement observée. Dans ce genre de recherches, on arrive toujours à un résultat, mais ce résultat ne signifie pour ainsi dire jamais rien. Étant donnée une courbe réelle, telle, par exemple, que celle de la figure 1 B, on pourrait sans difficultés majeures obtenir par tâtonnements une concordance très satisfaisante avec un grand nombre de fonctions mathématiques définies; en tout cas, on obtiendrait une aussi bonne concordance avec des courbes telles que des paraboles, des hyperboles, voire des chaînettes ou des strophoïdes, qu'avec des conchoïdes. De plus, un calculateur patient arrivera toujours à représenter de telles courbes par un polynôme qui permettra de les reproduire avec une précision quasi idéale, d'autant plus grande qu'il se sera donné la peine d'ajouter un plus grand nombre de termes. Mais de tels efforts ne peuvent aboutir à grand'chose. On ne trouve que très rarement la loi d'un phénomène ayant une expression mathématique par voie empirique, c'est-à-dire en adoptant une méthode entièrement inductive. Les investigations empiriques sont nécessaires, certes, pour déblayer le terrain. Mais la connaissance exacte de la loi ne peut être trouvée que par l'analyse de ses conditions d'apparition : les ayant déterminées, ou bien ayant formulé sur elles des hypothèses de travail, on en déduit la loi du phénomène.

Les mensurations constituent le contrôle de l'exactitude des déductions effectuées. Elles sont indispensables à toute recherche sérieuse. Cependant, elles n'interviennent qu'*a posteriori*, lorsqu'on a trouvé, par voie déductive, les conditions du phénomène; ce ne sont pas elles qui permettent d'en déterminer la loi. Croit-on, par exemple, qu'on serait arrivé à trouver la loi gouvernant la forme d'un fil tendu horizontalement entre deux supports, simplement en multipliant des mensurations, si précises fussent-elles? En fait, on n'imagine pas pouvoir trouver l'équation de la chaînette autrement qu'en faisant l'analyse des conditions d'équilibre existant en tous les points du fil, analyse qui conduit immédiatement au résultat.

Il doit en être de même dans l'analyse de la forme d'un objet biologique. Il ne suffit pas de chercher empiriquement à caractériser la forme d'une coupe

pratiquée au hasard, on doit analyser ses conditions d'apparition. C'est pourquoi une étude géométrique de la forme biologique doit nécessairement se baser sur la connaissance du développement.

Revenons aux coquilles : on doit réfléchir à la manière dont elles s'édifient et s'efforcer d'en comprendre la forme actuelle en fonction de leur passé.

Si l'on envisage ainsi la question, on s'aperçoit tout de suite du fait suivant : chercher à caractériser la forme d'une section perpendiculaire ou oblique par rapport au plan de fermeture des valves et ne passant pas par l'umbo, est un non-sens. En effet, les courbes ainsi obtenues ne représentent *rien* au point de vue de la biologie du développement. Nous n'avons pas besoin de rappeler qu'une coquille de Mollusque s'accroît uniquement au niveau de ses bords libres, par l'activité du manteau (1); donc, les régions les plus rapprochées de l'umbo sont historiquement les plus anciennes, celles de la marge de la coquille les plus jeunes. Par conséquent, dans une coupe pratiquée de la façon décrite plus haut, aucun des points de la tranche de section n'est contemporain des autres. Ceux qui sont les plus haut situés, dans la région médiane, correspondent à des parties anciennes de la coquille, tandis que les régions des bords sont de formation récente. D'autre part, tous les points de cette tranche de section correspondent à l'activité de points différents du manteau : les points les plus élevés de la courbe à des régions tout à fait centrales du manteau, les plus latéraux à des régions latérales.

Ne peuvent avoir de signification mathématique que des courbes représentant en quelque sorte le *lieu géométrique* d'une des propriétés de la coquille lors de son développement. Par exemple, le lieu géométrique des points *sécrétés successivement dans le temps par un* MÊME *point du manteau*; ou bien encore, le lieu géométrique de tous les points sécrétés *au* MÊME *moment par l'ensemble des points du manteau*. Ces deux données sont accessibles à l'étude et nous en ferons plus loin une analyse détaillée. Quant à la tranche de section perpendiculaire ou oblique par rapport au plan des valves, elle ne représente rien de pareil et c'est perdre son temps que d'essayer de la caractériser par des moyens empiriques.

Nous concluons donc que la tentative de SPORN de vouloir assimiler les coquilles de Lamellibranches à des édifices constitués de conchoïdes doit être considérée comme un échec complet.

---

(1) Ceci ne concerne, bien entendu, que la croissance de la coquille en longueur et largeur; les accroissements en épaisseur des valves, qui s'effectuent seulement en direction centripète, peuvent se produire en tout point du test.

2. LAMELLIBRANCHES ET SPIRALES LOGARITHMIQUES.

Il y a un siècle, le Révérend MOSELEY a reconnu que la coquille des Mollusques Univalves est constituée par un ensemble de spirales logarithmiques. Il a fallu longtemps pour qu'on s'aperçût que la coquille des Bivalves est construite de même. C'est à D'ARCY-THOMPSON que l'on doit cette découverte. On ne diminuera pas les mérites des admirables travaux de D'ARCY-THOMPSON en estimant assez incomplètes ses investigations sur les Lamellibranches. On pourrait dire qu'elles sont restées au stade des généralités. Notamment, l'auteur n'envisage jamais, en étudiant les Lamellibranches, que des spirales logarithmiques *planes*, et encore, il n'en parle qu'en termes très généraux. Son attention n'a pas été attirée par les courbes gauches que l'on trouve à la surface de la coquille, ni par les relations assez complexes existant entre courbes planes et courbes gauches. Il n'a donc étudié qu'une ligne particulière de la coquille, alors que celle-ci constitue une surface qui devrait être étudiée dans son ensemble. Enfin, son travail reste situé *in abstracto* et l'on regrette de n'y trouver aucune mensuration. Cependant D'ARCY-THOMPSON a parfaitement saisi le caractère fondamental de l'organisation de la coquille et montré pourquoi sa forme caractéristique *doit* être celle d'une spirale logarithmique et ne peut être celle d'aucune autre courbe.

Le passage suivant, que nous extrayons du beau livre : « Growth and Form », est caractéristique de la manière de penser de l'auteur :

« In the growth of a shell, we can conceive no simpler law than this namely, that it shall widen and lengthen in the same unvarying proportions : and this simplest of laws is that which Nature tends to follow. The shell, like the creature within it, grows in size, *but does not change in shape*; and the existence of this constant relativity of growth, or constant similarity of form, is of the essence, and may be made the basis of a definition, of the logarithmic spiral.

» Such a definition, though not commonly used by mathematicians, has been occasionally employed; and it is one from which the other properties of the curve can be deduced with great ease and simplicity. In mathematical language it would run as follows : « Any (plane) curve proceeding from a » fixed point (which is called the pole), and such that the arc intercepted between » this point and any other whatsoever on the curve is always similar to itself, » is called an equiangular, or logarithmic, spiral [1] ».

» In this definition, we have what is probably the most fundamental and « intrinsic » property of the curve, namely the property of continual similitary : and this is indeed the very property by reason of which it is peculiarly associated

---

[1] See an interesting paper by WHITWORTH, W. A., « The Equiangular Spiral, its chief properties proved geometrically » in the Messenger of Mathematics (1), I, p. 5, 1862.

with organic growth in such structures as the horn of the shell, or the scorpioid cyme which is described on p. 502. For it is peculiarly charachteristic of the spiral of a shell, for instance that (under all normal circumstances) it does not alter its shape as it grows; each increment is geometrically similar to its predecessor, and the whole, at any epoch, is similar to what constituted the whole at another and an earlier epoch. We feel no surprise when the animal which secretes the shell, or any other animal whatsoever, grows by such symmetrical expansion as to preserve its form unchanged; though even there, as we have already seen, the unchanging form denotes a nice balance between the rates of growth in various directions, which is but seldom acuretely maintened for long. But the shell retains its unchanging form in spite of its *asymmetrical* growth; it grows at one end only, and so does the horn. And this remarkable property of increasing by *terminal* growth, but nevertheless retaining unchanged the form of the entire figure, is characteristic of the logarithmic spiral, and of no other mathematical curve. »

On peut faire remarquer combien différent est le poids des conclusions de D'ARCY-THOMPSON et celles de SPORN que nous avons étudiées dans le chapitre précédent.

Quoique D'ARCY-THOMPSON, pas plus que SPORN, n'ait effectué de mesures sur des coquilles, sa démonstration est excellente. Au lieu de se baser sur une ressemblance plus ou moins lointaine d'une coupe quelconque de la coquille avec une courbe donnée, elle est fondée sur la connaissance des principes de son développement. Sa portée n'est cependant pas tout à fait générale, car elle ne s'applique en réalité qu'à une courbe plane. Une coquille de Lamellibranche doit être envisagée comme une *surface*, au point de vue géométrique pur, cela s'entend. Il importe donc de compléter la démonstration de D'ARCY-THOMPSON en la transposant au cas de la genèse d'une surface. Cette adaptation n'est point malaisée; la voici :

Biologiquement, la coquille est sécrétée par le manteau, apposant de nouvelles strates calcaires au bord libre de la coquille. Géométriquement, on peut exprimer ce fait en considérant la coquille comme une surface engendrée par le déplacement du manteau dans l'espace. Biologiquement, la coquille prend son origine au stade prodyssoconcha, c'est-à-dire très tôt dans l'ontogénèse. Géométriquement, l'origine de la coquille peut être considérée comme un point, car les dimensions de la première ébauche calcaire sont extrêmement petites par rapport à la coquille définitive. Biologiquement, on constate que la coquille reste de forme identique pendant toute sa croissance postembryonnaire. Géométriquement, on peut traduire comme suit : Tous les déplacements du manteau sont homothétiques par rapport à l'origine et la surface comprise entre l'origine, et n'importe laquelle des positions du manteau reste toujours semblable à elle-même. On peut donc conclure ainsi : *La surface d'une valve de Lamelli-*

branche est une surface partant d'un point fixe, engendrée par le déplacement d'une courbe directrice quelconque, plane ou gauche, en restant toujours semblable à elle-même, et telle que toute région de la surface comprise entre ce point et toute position de la directrice soit toujours semblable à elle-même. Par définition, une telle surface est une surface spirale logarithmique.

Cette définition de la surface spirale logarithmique par ses caractères intrinsèques est nouvelle. Elle est posée en termes plus généraux que la définition habituelle, que voici : Dans un plan, on trace une droite fixe OZ et une courbe arbitraire. Imaginons que le plan tourne autour de OZ pendant que la courbe se déforme en restant constamment homothétique à elle-même relativement au point O, ses dimensions homologues croissant en progression géométrique pendant que les angles dont tourne le plan croissent en progression arithmétique. La surface engendrée par le déplacement de la courbe est une surface spirale logarithmique. Au lieu de considérer une courbe directrice plane, on peut, avec DARBOUX, prendre une directrice quelconque; le résultat est identique.

On peut s'assurer aisément que la courbe ainsi construite répond aux propriétés exigées par la définition intrinsèque citée plus haut.

Tout le problème de la forme des coquilles de Lamellibranches est en fait, dans toute sa généralité, résolu dans les quelques lignes qui précèdent, et d'une façon qui ne prête guère à discussion, à ce qu'il nous semble.

Cependant, nous ne pouvons nous arrêter là. Il s'agit pour nous de passer à des applications pratiques. Nous devons vérifier par des mensurations l'accord entre la théorie et l'expérience. Nous avons l'ambition de déterminer quantitativement les éléments de la forme d'une coquille, afin de pouvoir procéder à des comparaisons entre les différentes espèces. Nous devons trouver les éléments qui nous permettront de résoudre les problèmes de la mécanique du développement. Pour toutes ces applications, on éprouve de sérieuses difficultés à partir de données d'un caractère aussi général que celles que nous avons fournies jusqu'ici. On n'arrive à en dégager des notions concrètes qu'au prix d'une élaboration mathématique assez longue, que nous craignons de ne pouvoir exposer assez clairement dans un travail destiné en premier lieu à des biologistes, et non à des géomètres. Au lieu donc de procéder par voie déductive, à partir des principes généraux, il nous paraît préférable de suivre une méthode plus analytique, de compréhension plus aisée, et d'où les applications se dégagent plus aisément.

Dans les lignes qui suivront, nous exposerons comment on peut arriver à formuler quantitativement les caractères géométriques des coquilles de Lamellibranches, et donc procéder à l'étude comparée de leur forme. Cet exposé préparera la voie à l'étude des facteurs du développement.

3. LE PLAN DIRECTEUR D'UNE COQUILLE DE LAMELLIBRANCHE. FORME D'UNE SECTION PASSANT PAR LE PLAN DIRECTEUR.

Les coquilles qui présentent une surface côtelée offrent des possibilités d'investigation intéressantes. Chacune des lignes en creux ou en relief tracées sur leur surface représente en effet la trace laissée, lors du développement, par une indentation correspondante du manteau; *chacune* est donc bien *le lieu géométrique des points sécrétés successivement par un même point du manteau.* C'est leur forme que nous allons tout d'abord étudier.

Chez les Lamellibranches *existe toujours un plan et un seul, dans lequel s'inscrivent sur toute leur longueur une ou des côtes représentant des courbes planes.* Ce plan, qui passe nécessairement par l'umbo, sera appelé le *plan directeur* de la coquille. Toutes les côtes situées de part et d'autre du plan directeur dessinent des courbes gauches, c'est-à-dire non contenues dans un seul plan. Si nous prenons, par exemple, un *Pecten* (forme très simple au point de vue géométrique, si l'on fait abstraction des oreillettes), la côte directrice (représentée dans la figure 2 par un pointillé) est la côte médiane de la valve et le plan directeur (dont la direction est indiquée par une flèche) est un plan passant par l'umbo et perpendiculaire au plan de fermeture des deux valves. Plan directeur et côte directrice ne sont pas disposés de même chez tous les Lamellibranches et leur étude comparée sera faite dans la suite.

Il n'est pas toujours aussi aisé que chez un *Pecten* de découvrir la côte directrice. Le meilleur procédé consiste à examiner la valve, l'umbo étant tourné vers l'observateur. Celui-ci voit les côtes situées à sa gauche décrire des courbes à concavité tournée vers la gauche, ou plus exactement en S plus ou moins allongé, tandis que les côtes situées vers sa droite décrivent des courbes à concavité regardant à droite ou en S renversé. Entre les deux espèces de côtes s'en trouve une qui forme transition et qui se projette suivant une ligne droite : c'est évidemment la côte directrice, et le plan directeur est le plan parallèle à la direction du regard qui passe par cette droite. En faisant tourner la coquille sur un axe perpendiculaire au plan directeur, on peut se convaincre que la côte directrice est toute entière contenue dans le plan. C'est ce que montrent clairement les documents de la figure 3, qui représentent deux vues différentes d'une *Arca* spec. On a souligné quelques côtes d'un trait d'encre de Chine, plein pour la côte directrice, interrompu pour les autres. La première image est une vue de face de l'umbo; l'autre est une vue montrant à la fois des parties de la face interne et de la face externe de la même coquille; les mêmes côtes ont été marquées sur les deux faces. On voit nettement sur cette dernière image que la côte directrice (marquée d'un trait plein) est bien contenue toute entière dans un plan exactement parallèle à l'axe de visée et qu'elle est la seule à pouvoir être inscrite ainsi dans sa totalité dans un seul plan. Chez tout Lamellibranche

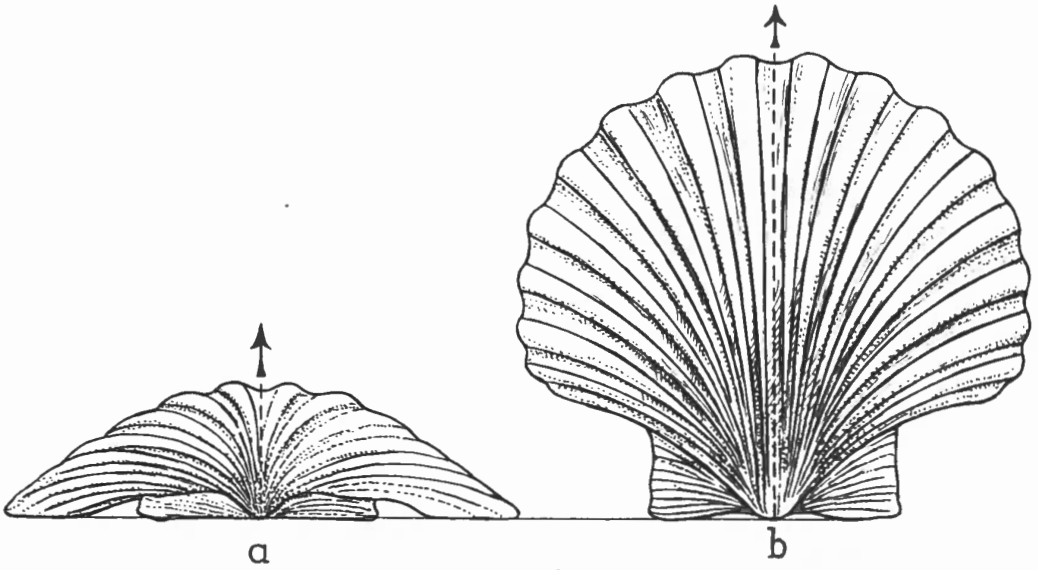

FIG. 2. — *Pecten* sp.
Deux dessins de la même valve, montrant la côte directrice. La direction de celle-ci est indiquée par la flèche. On voit nettement que la côte directrice décrit une courbe plane tandis que toutes les autres côtes sont des courbes gauches. Chez *Pecten*, le plan contenant la côte directrice est perpendiculaire au plan de fermeture des valves

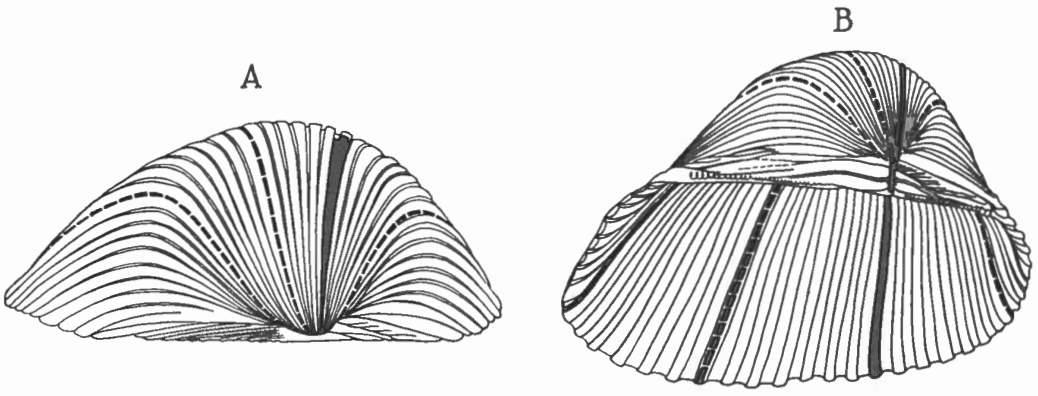

FIG. 3. — *Arca* sp.
Deux dessins d'une même valve, d'après des photographies. La côte directrice a été soulignée d'un trait noir tant à l'extérieur qu'à l'intérieur de la valve. Quelques côtes non directrices ont été marquées de traits pointillés. En A, le plan du regard est parallèle au plan de fermeture des valves. En B, la coquille a été tournée autour d'un axe perpendiculaire au plan directeur et est vue, partie par sa face extérieure, partie par sa face intérieure. La côte directrice est évidemment contenue tout entière dans un seul plan, puisque, dans toute sa longueur, elle se projette suivant une droite dans le plan du papier. Les autres côtes se projettent suivant des courbes en S et sont donc des courbes gauches. Dans la figure A, noter en outre que le plan directeur, contrairement au *Pecten* de la figure 2, n'est pas perpendiculaire au plan de fermeture des valves.

on peut retrouver le même fait. Seules l'orientation et la position du plan directeur varient; les variations et leur influence sur l'aspect de la coquille seront étudiées plus loin.

C'est maintenant la forme de la côte directrice que nous allons étudier. Cette étude est facilement réalisable dans des cas concrets. Il suffit en effet de sectionner la coquille en dirigeant le trait de scie suivant le plan directeur et d'étudier la tranche de section. Celle-ci représente un arc de courbe plane dont l'origine est à l'umbo et l'extrémité au rebord de la coquille.

En se basant sur le principe de la similitude continuelle de la coquille pendant toute sa croissance, on détermine aisément la nature de cette courbe.

Considérons la section directrice d'une coquille d'un Lamellibranche adulte quelconque, l'umbo étant situé en U et le bord libre en C (fig. 4). Cette figure

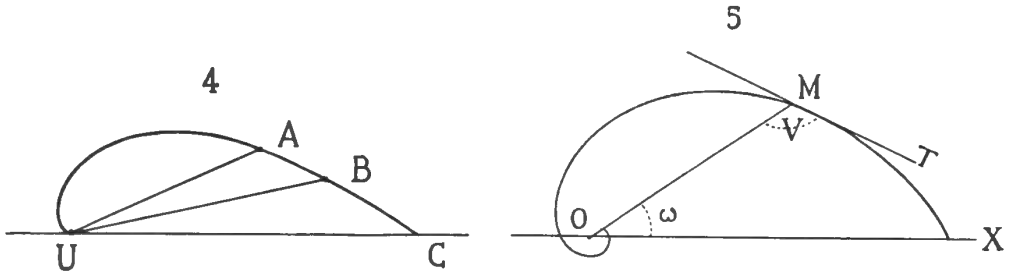

FIG. 4 et 5. — Quelques caractéristiques géométriques des spirales logarithmiques planes.
Fig. 4 : les arcs successifs UA, UB, UC sont semblables entre eux.
Fig. 5 : l'angle V de la tangente T à la courbe est constant en tous les points de la spirale.

est la coupe directrice d'un *Cardium edule*. Pendant toute sa croissance, la coquille s'est accrue uniquement par son bord libre; autrement dit, l'arc de courbe UC s'est constitué par un tracé continu de U vers C. Lorsque l'organisme était jeune, la coquille était représentée à un certain moment par l'arc UA; plus tard, elle l'a été par UB; à son état d'accroissement complet, par UC. Or, pendant toute sa croissance postembryonnaire, la coquille garde toujours sa forme spécifique : un grand *Pecten* est la reproduction exacte d'un petit *Pecten*, mais à une échelle plus grande. Par conséquent, on peut définir mathématiquement la courbe de la section directrice comme suit : une courbe plane telle que tous les arcs successifs comptés à partir d'une même origine sont semblables. La seule courbe plane qui réponde à cette définition, comme l'a montré WITHWORTH, est la spirale logarithmique plane (1).

(1) La ligne droite et le cercle répondent aussi à la définition; ils peuvent être considérés comme les cas limites de spirales logarithmiques d'angles égaux respectivement à 180° et à 90°.

Il importe maintenant de passer à la vérification expérimentale de cette démonstration. Afin de pouvoir le faire, nous devrons au préalable rappeler quelques propriétés fondamentales des spirales logarithmiques.

Supposons qu'une droite tourne autour d'un point fixe O; si, en même temps qu'elle tourne, un point mobile glisse sur elle en s'éloignant progressivement du point O suivant une certaine loi, le trajet du mobile décrit une spirale. Si l'éloignement du mobile se fait proportionnellement à l'angle dont tourne la droite, on obtient la spirale d'Archimède; son équation, en coordonnées polaires (1), est $\rho = a\omega$, a étant une constante (2). Si l'éloignement se fait en fonction de l'exponentielle de cet angle, on a la spirale logarithmique, dont l'équation peut s'écrire sous deux formes équivalentes :

$$\rho = a\, e^{p\omega} \quad (1) \qquad\qquad \log \rho = p\omega + \log a, \quad (2)$$

équations dans lesquelles e est la base des logarithmes népériens, a et p des constantes.

Une des propriétés fondamentales des spirales logarithmiques, qu'elles sont seules parmi les courbes planes à posséder, est la suivante : en tout point d'une spirale logarithmique, l'angle V que fait la tangente à la courbe avec le rayon polaire est constant (voir fig. 5). La valeur de cet angle, pour une spirale dont l'équation est $\rho = ae^{p\omega}$, est donnée par la relation

$$\operatorname{tg} V = \frac{1}{p} \text{ ou } \cot V = p. \quad (3)$$

A cause de cette propriété, on nomme quelquefois la spirale logarithmique « spirale équiangulaire ». L'angle V est appelé l'angle de la spirale.

D'autre part, on démontre que deux spirales logarithmiques d'angle égal sont semblables et qu'il suffit de leur faire effectuer une rotation convenable autour du pôle pour les faire coïncider; en d'autres termes, deux spirales logarithmiques dont le coefficient p est identique, mais dont les coefficients a sont différents, ne diffèrent que par leur position et non par leur forme. Par consé-

---

(1) Dans le système des coordonnées polaires, la position d'un point M dans le plan est définie par deux grandeurs : l'une est sa distance ρ à un point fixe O, nommé pôle; l'autre l'angle ω compris entre la droite MO (nommé rayon polaire) et une droite de référence fixe OX (nommée axe polaire).

(2) SPORN dit quelque part qu'une coupe transversale dans une coquille de Lamellibranche dessine une spirale d'ARCHIMÈDE. Aucune démonstration théorique, ni aucune mensuration n'est donnée à l'appui de cette assertion. Les mesures que nous citerons plus loin ne sont aucunement d'accord avec cette hypothèse.

A titre de curiosité, citons une autre opinion de SPORN : la tranche de section de toute coupe perpendiculaire au plan de fermeture des valves (et ne passant pas par l'ombilic) aurait une forme intermédiaire (*sic*) entre la conchoïde et la spirale d'ARCHIMÈDE.

quent, la forme d'une spirale logarithmique est entièrement déterminée quand on connaît son angle, ou, ce qui revient au même, le coefficient p figurant dans l'expression exponentielle.

De ces quelques explications, on peut déduire ceci : Lorsqu'on voudra vérifier si une courbe donnée est bien une spirale logarithmique, on pourra utiliser l'un des deux procédés suivants : Le premier est basé sur l'application fondamentale de la courbe : on mesure les rayons polaires correspondant à des angles polaires déterminés et l'on vérifie qu'ils satisfont à la relation (1). Le deuxième consiste à vérifier que l'angle V que fait la tangente à la courbe avec le rayon polaire est constant pour tous les points de la courbe.

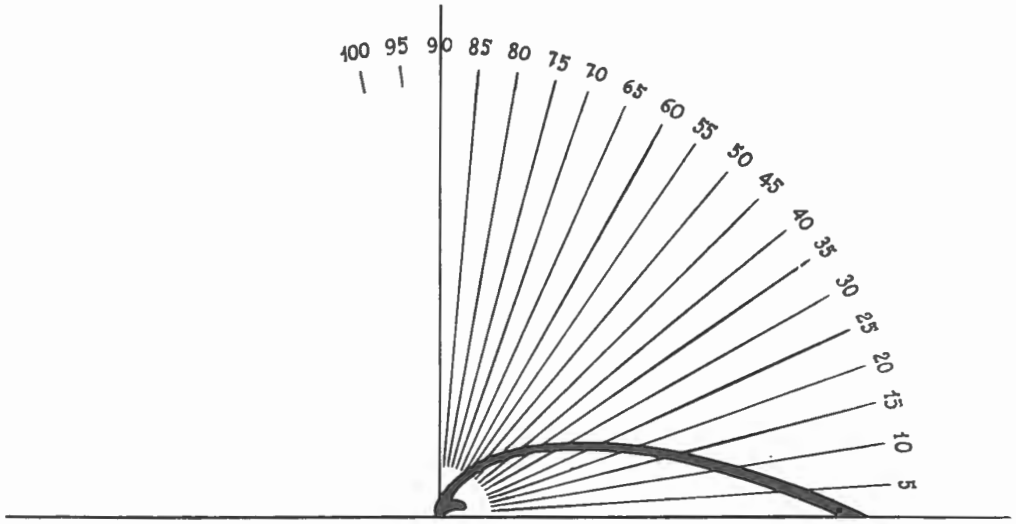

FIG. 6. — Mesure de l'angle d'une spirale logarithmique.
Explication dans le texte.

Dans les deux cas, pour pouvoir effectuer des mesures, il faut nécessairement déterminer le pôle des spirales logarithmiques. Cela est facile dans les problèmes concrets posés par la coquille des Mollusques. En effet, le pôle d'une spirale logarithmique est géométriquement l'origine de la courbe, et biologiquement, il est représenté par l'umbo.

Pour déterminer l'angle V d'une spirale ou son paramètre p, on peut utiliser plusieurs procédés. Le plus simple est évidemment de tracer la tangente en un point à la courbe et de mesurer directement l'angle V qu'elle fait avec le rayon polaire en ce point. Ce procédé est cependant peu précis, et il l'est d'autant moins que la moindre irrégularité accidentelle de la coquille (aspérités, traces d'usure, défauts de croissance, etc.) produit de grandes variations dans la direction de la tangente, et donc une erreur considérable. Un procédé meilleur con-

siste à mesurer la longueur de deux rayons polaires ρ_1, ρ_2 faisant entre eux un certain angle ω. On a alors, par un calcul que l'on tire aisément de l'équation fondamentale de la courbe :

$$p = \operatorname{ctg} V = \frac{\log \rho_1 - \log \rho_2}{\omega}. \tag{4}$$

Pour l'application de cette formule, on doit observer que les logarithmes y sont des logarithmes népériens et que les angles doivent y être exprimés en radians. Si l'on utilise les logarithmes vulgaires et si les mesures d'angle sont exprimées en degrés, ces formules deviennent

$$p = 2{,}3026 \frac{\log_{10} \rho_1 - \log_{10} \rho_2}{\omega}; \tag{5}$$

$$\operatorname{cotg} V = 57{,}3\, p. \tag{6}$$

Ce procédé est celui qui est le plus aisé à appliquer en général, et c'est celui que nous avons utilisé de préférence. Dans certains cas, cependant, on éprouve des difficultés, particulièrement lorsqu'il s'agit de spirales dont le paramètre a une valeur élevée et dont l'angle est voisin de 180°. De telles spirales « tournent » peu (voir plus loin), et l'arc compris entre rayons polaires faisant entre eux un angle très petit peut atteindre une longueur considérable. Dans ces conditions, les mesures sont très imprécises, parce que la moindre erreur dans l'estimation des angles ω entraîne une erreur totale très grande. Il vaut mieux alors procéder autrement et mesurer la longueur s de l'arc de la spirale compris entre deux rayons polaires de longueur respective ρ_1 et ρ_2. La formule qui permet de calculer l'angle V de la spirale, et donc son paramètre, s'établit facilement. On a en effet :

$$ds^2 = d\rho^2 + \rho^2 d\omega^2 \quad \text{et} \quad \operatorname{tg} V = \rho \frac{d\omega}{d\rho},$$

d'où l'on tire immédiatement

$$ds = d\rho \sqrt{(1 + \operatorname{tg}^2 V)}; \qquad ds = \frac{d\rho}{\cos V}$$

et, en intégrant entre les limites ρ_1 et ρ_2,

$$\cos V = \frac{\rho_1 - \rho_2}{s}. \tag{7}$$

Un exemple permettra de comprendre la façon dont les mesures ont été effectuées et de mettre en relief l'excellente concordance entre les données théoriques et les vérifications pratiques. Il s'agit d'un exemplaire de *Pecten crassicostatus* Sow., valve droite. La valve a été sciée à la scie à métaux, suivant le plan directeur (ici le plan correspondant à la côte médiane de la valve). La tranche de section a été polie, enduite d'encre grasse et imprimée sur papier. En partant de l'ombilic, considéré comme pôle, on a tracé des rayons faisant

entre eux des angles successifs de 5° et mesuré pour chacun d'eux la distance comprise entre le pôle et la courbe (voir fig. 6). Les mesures de longueur ont été faites avec une précision de 0,1 mm.; on n'a pas cherché une précision supérieure, car la surface de toute coquille présente forcément des aspérités qui, dans ce cas, étaient précisément de l'ordre du 1/10 de mm.

On peut choisir arbitrairement la position de la droite servant d'axe polaire, c'est-à-dire l'origine à partir de laquelle on convient de compter les angles, car changer cette origine revient à faire tourner la spirale autour du pôle, et ceci — nous l'avons vu — revient à modifier seulement le coefficient a dans l'équation de la courbe, coefficient qui n'intervient en rien dans la caractérisation de la forme de la courbe.

Dans le cas actuel, on a choisi comme origine, pour des raisons de commodité, le rayon polaire correspondant au rebord libre de la valve.

Il est clair que si la courbe est une spirale logarithmique, les résultats inscrits dans un graphique, avec en abscisses les angles et en ordonnées les logarithmes des longueurs des rayons polaires, doivent s'aligner suivant une ligne droite. La figure 7 montre immédiatement que cette condition est bien réalisée. La pente de cette droite, multipliée par l'inverse du module des logarithmes népériens, donne immédiatement la valeur du coefficient p, dans le cas des mesures angulaires exprimées en degrés. Dans le cas présent, la pente de la droite est de $-0{,}01511$ et par conséquent

$$-p = 2{,}3026 \times 0{,}01511 = 0{,}03479.$$

(Les signes négatifs s'expliquent par le fait qu'on a mesuré de telle sorte qu'à des angles croissants correspondent des rayons polaires décroissants; la spirale est donc de signe négatif.)

L'angle de la spirale se calcule aisément :

$$-\operatorname{cotg} V = 57{,}3 \times 0{,}03479 = 2{,}0934; \qquad -V = 25°32'.$$

Pour connaître entièrement l'équation de la spirale, il ne reste plus qu'à calculer le coefficient a.

Comme on a

$$\frac{1}{M} \log_{10} \rho = \frac{1}{M} \log_{10} a + \rho\omega,$$

le logarithme de a n'est pas autre chose que l'ordonnée à l'origine de la droite du graphique 7. Dans le cas présent, on trouve $\log a = 1{,}848$ et donc $a = 70{,}47$.

L'équation de la spirale directrice de *Pecten crassicostatus*, valve droite, est donc

$$\rho = 70{,}47 \cdot e^{-0{,}03479\,\omega}.$$

A titre de vérification, nous avons recalculé les valeurs fournies par cette équation et nous les avons confrontées avec les valeurs observées. Le tableau suivant indique les résultats :

Degrés	Observé mm	Calculé mm	Degrés	Observé mm	Calculé mm
0	70,5	70,5	55	10,4	10,4
5	59,2	58,8	60	8,7	8,7
10	49,3	49,8	65	7,3	7,35
15	42,0	41,8	70	6,1	6,16
20	34,8	35,2	75	5,0	5,17
25	28,7	29,5	80	4,3	4,35
30	24,3	24,8	85	3,6	3,63
35	20,7	20,9	90	3,1	3,08
40	17,2	17,2	95	2,7	2,59
45	14,7	14,7	100	2,2	2,18
50	12,2	12,3			

Ce tableau montre que les écarts entre la courbe théorique et la courbe réelle restent dans les limites de ce qu'on peut attendre pour un objet biologique. La plupart d'entre eux, qui tombent au-dessous de 1 %, sont dans les limites des erreurs de mesure. Le plus grand écart constaté est de 3,20 % (pour l'angle 25°); il est encore très minime. Une fluctuation de 3 % seulement dans la croissance d'un être vivant peut même être considérée à bon droit comme exceptionnellement faible.

Nous avons entrepris des mesures de ce genre sur un grand nombre d'exemplaires appartenant aux familles les plus éloignées. Toujours la côte directrice s'est vérifiée être une spirale logarithmique, les écarts entre courbes théoriques et courbes observées restant toujours dans la limite des erreurs de mesures.

Toutefois, nous devons signaler quelques exceptions :

La première concerne presque tous les membres de la famille des Ostréidés. Ceux-ci n'ont pas de forme régulière, caractérisable géométriquement. Ces animaux sont appliqués étroitement contre un support rocheux et leur coquille, dans sa croissance, se moule en quelque sorte sur lui. Ce sont donc des espèces sans forme spécifique. Plus exactement, la loi de leur forme est un facteur externe — la forme de leur support — et non, comme chez les autres Lamellibranches, un facteur interne de croissance. Chez les Gastéropodes on trouve le même phénomène chez quelques espèces, notamment chez *Crepidula*.

L'autre exception concerne certains *Pecten*, notamment *P. jacobæus*. La valve droite de cette espèce est régulièrement constituée, mais la valve gauche est aberrante. Au début de la croissance elle est bombée en creux, alors que,

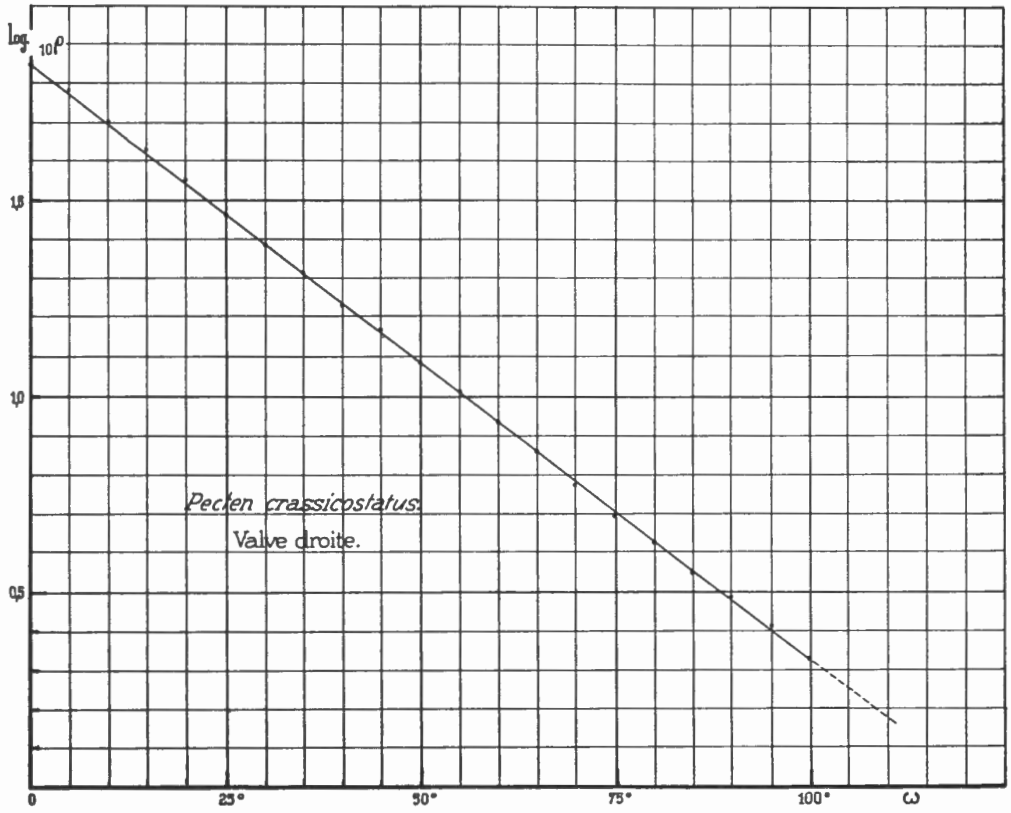

FIG. 7. — Résultat des mesures effectuées sur l'empreinte de la figure 6.
En abcisses sont portés les angles et en ordonnées les logarithmes (décimaux) des longueurs des sécantes correspondantes.
On voit que les points se répartissent suivant une droite.

plus tard, elle est bombée en relief. La section directrice de cette valve a donc la forme d'un S très allongé. Nous ne sommes pas encore arrivé à comprendre la genèse de cette forme, évidemment très différente d'une spirale logarithmique.

*
* *

Nous n'en avons pas encore terminé avec l'étude de la section directrice d'une coquille de Lamellibranche.

Jusqu'ici, nous avons toujours parlé comme si le plan directeur ne renfermait qu'*une* spirale logarithmique. Celle-ci part de l'umbo et va jusqu'au rebord

libre antérieur de la valve. En fait, il en est ainsi chez la plupart des Lamellibranches, mais chez un certain nombre d'espèces il en renferme *deux*. La première est celle qui vient d'être décrite, l'autre part de l'umbo et va jusqu'à la charnière.

La figure 8 illustre ces faits. En *a* est représentée l'impression de la section directrice d'un *Cardium*, en *b* celle d'un *Arca*. Les deux coquilles ont à peu près même dimension et l'angle de leur spirale est à peu près le même. Cependant, la tranche de section du *Cardium* ne renferme qu'une spirale, alors que celle de l'*Arca* en renferme deux.

On peut s'exprimer autrement. Chez *Cardium*, l'ouverture de la coquille, au niveau du plan directeur, est comprise entre l'umbo et l'extrémité d'un arc de spirale logarithmique (dans la figure on l'a représentée par un pointillé).

FIG. 8. — Comparaison entre les sections directrices d'un *Cardium* (à gauche) et d'un *Arca* (à droite).

Chez *Arca*, cette ouverture est comprise entre deux arcs de spirale; l'umbo est situé en dehors de cette ligne d'ouverture, au-dessus d'elle, si l'on peut ainsi s'exprimer.

Personne n'a noté jusqu'ici cette particularité de certains Lamellibranches, assez peu nombreux à la vérité. Nous ne faisons que la signaler ici, car elle ne prendra sa valeur que lorsque nous étudierons la mécanique du développement; nous verrons alors qu'elle prend sa place dans un cadre plus général.

4. LES DIFFÉRENCES DE FORME DES COQUILLES DE LAMELLIBRANCHES, SUIVANT LES VALEURS DE L'ANGLE DE LEUR SPIRALE.

L'aspect d'une spirale logarithmique diffère souvent beaucoup de l'image habituellement évoquée par le terme « spirale »; aussi n'est-il pas étonnant que le caractère spiral des coquilles de Lamellibranches n'apparaisse pas au premier abord à l'observateur non averti. Quelques explications complémentaires sont donc nécessaires. D'autre part, l'allure des coquilles de différentes espèces de Lamellibranches est extrêmement variée, et l'on a quelque peine à croire qu'il s'agit dans tous les cas de la même courbe mathématique. Nous allons montrer, à la suite D'ARCY-THOMPSON, que la grande diversité d'aspect des spirales loga-

rithmiques rend parfaitement compte de ces dissemblances et que des différences morphologiques extrêmement accentuées se traduisent mathématiquement par un simple changement de valeur d'un seul coefficient.

Examinons quelle est la forme que présentent des spirales d'angles différents; dans ce but, attribuons successivement au coefficient p toutes les valeurs comprises entre 0 et l'infini, ce qui revient à attribuer à V toutes les valeurs comprises entre 90° et 0°, et examinons ce qui se passe. Si nous supposons p nul, l'équation (1) devient $\rho = ae^{\circ}$ ou $\rho = a$, et l'équation (3) donne tg $V = \infty$ ou $V = 90°$.

Dans ce cas, la courbe sera évidemment un cercle de rayon a : on a retrouvé une des propriétés du cercle : sa tangente en un point est toujours perpendi-

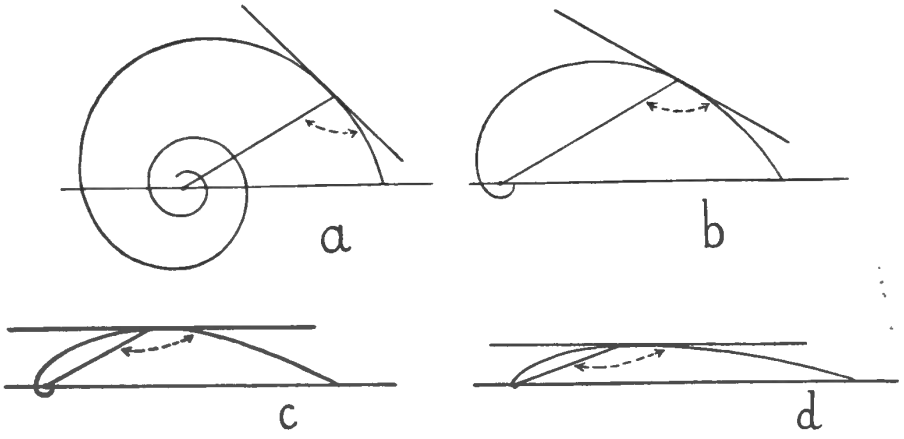

FIG. 9. — Aspects divers de spirales logarithmiques suivant la valeur de leur angle. De *a* à *d*, spirales d'angles croissants.

culaire au rayon passant par ce point. Attribuons maintenant à V une valeur guère plus petite que 90°, ce qui revient à supposer p très petit. Par exemple, pour $V = 80°$, p a une valeur de 0,0030. Construisons la courbe point par point, en considérant des valeurs successivement croissantes de ω et en calculant chaque fois, au moyen de la formule (1), les valeurs correspondantes de ρ. La courbe ainsi construite pour $V = 80°$ a l'aspect général d'une « spirale » au sens où l'on comprend généralement ce mot : elle est formée d'un ensemble de « spires » assez serrées et rapprochées les une des autres (fig. 9, *a*).

Construisons successivement des spirales d'angle de plus en plus petit. On constate qu'au fur et à mesure que l'angle décroît, l'écartement entre deux spires successives de la courbe augmente fortement. Pour des angles atteignant 30°, il devient *pratiquement* impossible de faire décrire à la courbe une révolution complète autour du pôle, car elle s'en éloigne tellement vite qu'on tombe immé-

diatement en dehors des limites du papier (1). A ce moment, la spirale logarithmique ne ressemble plus guère à une « spirale ». A la limite, pour $V=0$ et $p=\infty$, on aurait une droite.

Appliquons ces notions à l'étude des coquilles. Chez presque tous les Gastéropodes (dont les coquilles décrivent également des spirales logarithmiques, comme on le sait) le caractère « spiral » est très apparent, car on a affaire à des spirales d'angle assez voisin de 90°. L'ensemble de la coquille décrit plusieurs révolutions autour du pôle. Chez les Lamellibranches, quelques formes seulement (*Isocardia cor*) se comportent ainsi, tandis que la plupart sont constituées par des spirales dont l'angle est compris entre 50° et 20°; chez ces dernières, l'ensemble de la coquille ne décrit même pas une révolution complète autour du pôle. C'est pour cette raison qu'on n'aperçoit pas de prime abord qu'elles sont constituées par des spirales logarithmiques. Si différentes que les coquilles des divers Lamellibranches puissent paraître, elles se ramènent toutes à des spirales logarithmiques; mais suivant l'angle de cette spirale, on aura affaire à des coquilles plus ou moins bombées.

Rien n'est plus instructif que de comparer à ce point de vue les espèces du genre *Pecten*. Les nombreuses espèces que comprend ce genre diffèrent extrêmement d'aspect extérieur; en fait, toutes se ramènent à un type très homogène, avec une seule variation : celle de l'angle de leur spirale.

Nous avons mesuré l'angle spiral de la section directrice de 20 espèces de *Pecten*. Nous avons observé que les espèces dont l'angle spiral est le plus grand ont l'aspect le plus bombé, et réciproquement; les schémas *b*, *c*, *d* de la figure 9 représentent à la fois des courbes idéales construites point par point de la façon décrite précédemment, et des dessins réels de la section directrice de quelques *Pecten*. Chez les espèces inéquivalves, les angles des spirales des deux valves diffèrent; il en est chez qui la valve supérieure représente une droite, c'est-à-dire, d'après ce que nous avons vu, le cas limite d'une spirale d'angle nul. Il en est aussi chez lesquelles cette valve est creuse; on peut la considérer comme une spirale d'angle négatif. Une partie de ces mesures est représentée dans la figure 10. Comme dans le graphique de la figure 7, on a porté en abscisses les valeurs de ω, exprimées en degrés, et en ordonnées les valeurs de $\log \rho$. Pour plus de commodité dans la lecture, on a ramené toutes les droites représentatives

---

(1) En réalité, si un mobile parcourt la spirale en s'approchant du pôle, il n'atteindra celui-ci qu'après un nombre infini de révolutions autour de lui; mais il s'en rapproche tellement vite, pour des spirales d'angle très ouvert, qu'*en pratique* il atteint le pôle avant qu'on puisse le voir « tourner » d'un tour. Il est bon de noter par ailleurs le point suivant : s'il est exact qu'une spirale n'atteint le pôle qu'après un nombre infini de circonvolutions, il n'en est pas moins vrai que le trajet *total* qu'elle a parcouru n'est pas indéfini. On démontre en effet le théorème suivant : Si ρ_1 est le rayon vecteur d'un point M d'une spirale d'angle V et de pôle O, la longueur de l'arc OM est égale à $\rho_1/\cos V$. Cette longueur est donc finie.

des spirales à une origine commune. Ceci s'est fait en adoptant pour toutes les spirales une même valeur du coefficient *a*, qui — ainsi que nous l'avons dit — détermine l'ordonnée à l'origine pour la droite représentative. Les calculs avaient fourni dans chaque cas des valeurs de *a* différentes pour chaque spirale; mais nous avons vu que changer la valeur du coefficient ne modifie en rien la forme

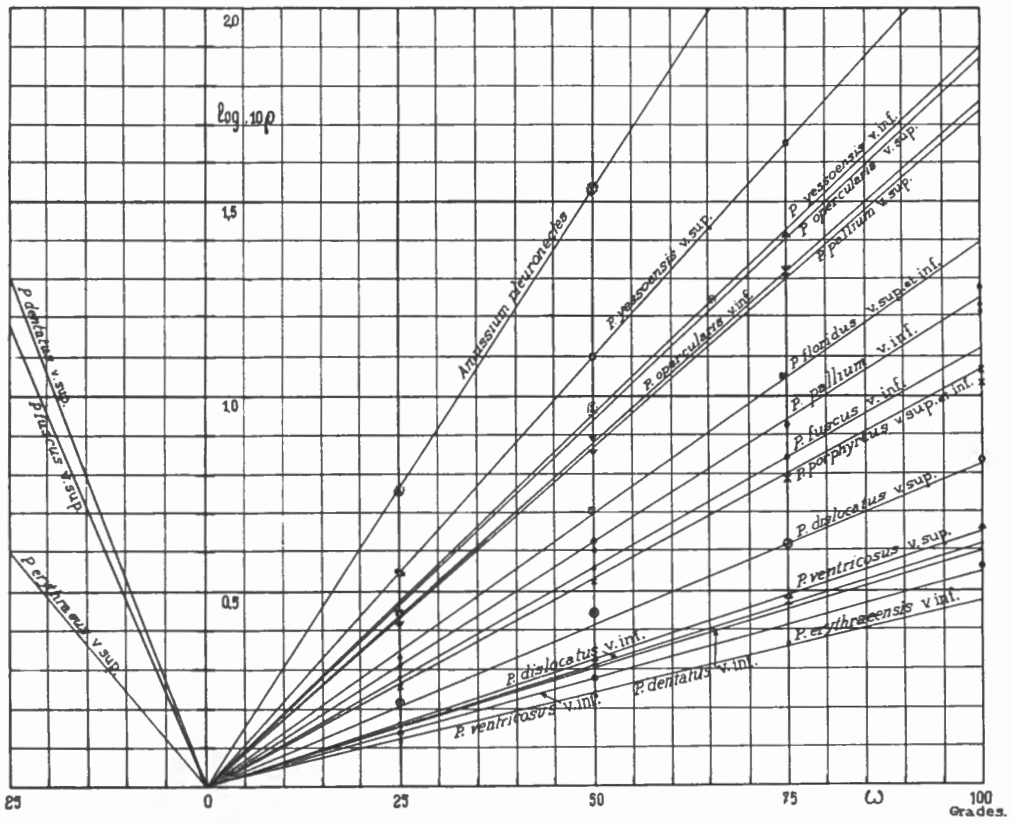

FIG. 10. — La spirale directrice chez une série de Pectinidés.
Mesures exprimées comme dans la figure 7.

de la spirale, mais seulement sa position par rapport à l'axe de référence. Comme celui-ci peut être choisi arbitrairement, ce changement de coefficient, qui facilite beaucoup la lecture du graphique, est parfaitement légitime.

Enfin, le tableau indique, pour les espèces étudiées, la valeur du coefficient *p* et celle de l'angle de la spirale directrice. Les calculs ont été effectués d'après la méthode développée page 19.

On voit la différence qui sépare une espèce de coquille très bombée, comme *P. ventricosus*, dont l'angle spiral atteint 52°, d'une espèce à coquille très plate, comme *Amussium pleuronectes*, dont l'angle spiral n'est que de 13°. Ces valeurs

sont, sauf erreur de notre part, les extrêmes qu'on peut rencontrer chez les Lamellibranches. Les valves supérieures de *P. Jacobœus* et *P. laqueatus* sont irrégulières et ne sont pas constituées par des surfaces spirales logarithmiques; ce sont les seuls Lamellibranches qui font exception à cet égard. Nous y reviendrons ailleurs.

NOM	Valve inférieure		Valve supérieure	
	p	V	p	V
P. asperrinus LK.	1,82	29°	2,22	24°
P. bifrons LK.	1,73	30°	1,73	30°
P. dentatus SOW.	0,85	49°	-7,47	- 8°
P. dislocatus SAY	0,89	48°	1,18	40°
P. erythræensis SOW.	0,67	56°	-3,48	-16°
P. flabellatus LK.	2,40	23°	2,40	23°
P. floridus HINDS	2,01	26°	2,01	26°
P. fuscus SOW.	1,62	32°	-6,78	- 9°
P. jacobæus LINN.	1,07	43°	Irrégulière	
P. laqueatus SOW.	1,13	41°	Irrégulière	
P. opercularis PAY.	2,54	22°	2,70	20°
P. pallium LINN.	1,80	29°	2,46	22°
P. permixtus DAUTZ.	2,14	25°	2,14	25°
A. (1) *pleuronectes* LINN. ...	4,45	13°	4,45	13°
P. porphyreus GIR.	1,54	33°	1,54	33°
P. puncticulatus DUNK. ...	0,89	42°	-3,47	-16°
P. sinensis SOW.	0,82	50°	-9,65	- 6°
P. subnodosus SOW.	1,70	30°	1,90	28°
P. ventricosus SOW.	0,78	52°	0,93	47°
P. yessœnsis PAY.	2,75	20°	3,03	18°

(1) Genre *Amussium*.

5. FORME DES CÔTES NON DIRECTRICES.

La côte directrice est, nous l'avons dit, celle qui peut être inscrite dans toute sa longueur dans un seul plan. Toutes les côtes situées de part et d'autre de celle-ci sont des courbes gauches, respectivement dextres ou senestres. C'est leur forme que nous allons étudier maintenant.

Encore une fois, c'est en se basant sur le principe de la similitude continuelle de la coquille pendant la croissance qu'on détermine la nature de cette courbe sans la moindre difficulté.

Considérons une même coquille à un certain moment de sa croissance. Nommons O l'umbo de la coquille, point commun d'où toutes les côtes divergent. Soit D le point du manteau qui sécrète la côte directrice et soit G le point du manteau qui sécrète une côte non directrice quelconque (voir fig. 11). A

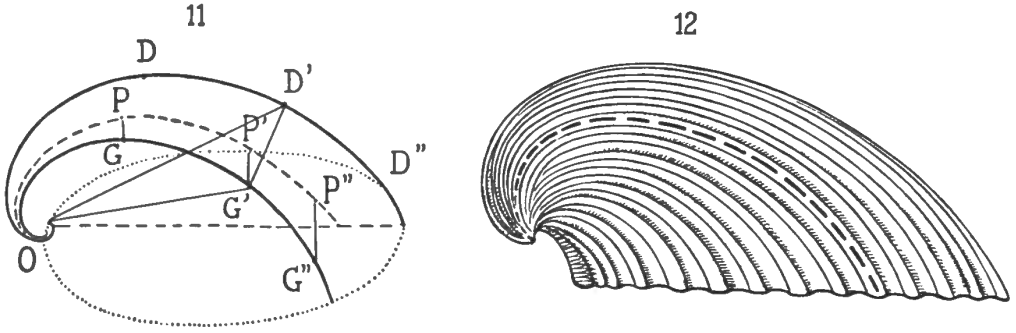

FIG. 11 et 12. — Caractéristiques des spirales non directrices. Explication dans le texte.

des moments ultérieurs du développement, le point D se sera déplacé et viendra occuper les positions successives D′, D″, ...; à ces points correspondent pour la côte non directrice les points G′, G″, ... Construisons les triangles successifs ODG, OD′G′, OD″G″, ... Puisque la coquille reste toujours semblable à elle-même pendant tout le développement, ces triangles sont forcément tous semblables entre eux et semblablement placés par rapport au plan directeur. Des points G, G′, G″, ... abaissons des perpendiculaires sur le plan directeur. Deux cas peuvent se présenter : ou bien les pieds P, P′, P″, ... de ces perpendiculaires tombent en dehors des droites OD, OD′, OD″, ... ou bien ils sont situés sur cette droite.

Voyons tout d'abord le premier cas. Les triangles successifs OPD, OP′D′, OP″D″ sont semblables, toujours pour la raison expliquée plus haut. Or, on démontre le théorème suivant : « Si, sur un rayon vecteur OD d'une spirale logarithmique plane, on construit un triangle ODP semblable à un triangle donné, le lieu du sommet P est une spirale logarithmique, et par conséquent

la courbe OPP'P''... est une spirale logarithmique de même pôle et de même angle. Quant aux points G, G', G'', ..., leurs distances aux points correspondants P, P', P'', ... sont proportionnelles aux droites OP, OP', OP'', ..., qui, rappelons-le, sont les rayons vecteurs successifs de la spirale OPP'P''... Par conséquent, *la courbe engendrée par* G *est donc une courbe telle que sa projection sur un plan soit une spirale logarithmique plane et que sa distance à ce plan augmente proportionnellement au rayon polaire de cette spirale.* Une telle courbe est *une spirale logarithmique gauche,* ou *hélice cylindroconique* ».

Dans le cas où les points successifs P, ... tombent sur les droites OD, il est clair que les segments successifs OP et PD restent constamment proportionnels; dans ce cas, on trouve de même que les points successifs P, ... décrivent une spirale logarithmique de même angle et de même pôle que les points successifs D, et le raisonnement précédent continue à être valable.

L'équation générale des spirales logarithmiques gauches qui forment les côtes non directrices se déduit aisément de ce qui précède. Pour en trouver une expression commode, nous avons choisi la représentation en coordonnées cylindriques. Dans ce système de coordonnées, la position d'un point dans l'espace est déterminée par les trois coordonnées suivantes : les deux premières sont la représentation, en coordonnées polaires (ρ et ω), de la projection du point sur un plan de référence; la troisième (z) est la cote ou distance du point à ce plan.

Nous avons dit que la courbe décrite par une côte non directrice est telle que sa projection sur le plan directeur soit une spirale logarithmique plane et que sa distance à ce plan augmente proportionnellement au rayon polaire de cette spirale. Par conséquent, en choisissant comme plan de référence le plan directeur et comme origine des coordonnées l'« umbo » de la coquille, on obtient immédiatement l'équation générale des côtes non directrices :

$$\left.\begin{aligned} \rho &= A\, e^{p\omega}, \\ z &= K\, \rho, \end{aligned}\right\} \quad (8)$$

équation dans laquelle A, K et p sont des constantes. Pour toutes les côtes d'une même coquille (y compris la côte directrice) le coefficient p garde la même valeur, puisque toutes les projections des côtes sur le plan directeur sont des spirales de même angle et de même pôle. Seules les valeurs de A et K diffèrent d'une côte à l'autre. La côte directrice elle-même n'est qu'un cas particulier où K est égal à zéro.

Passons maintenant à la vérification expérimentale de ces données obtenues par voie déductive. Deux points doivent être soumis au contrôle : tout d'abord que la projection d'une côte non directrice sur le plan directeur est une spirale logarithmique de même angle que la spirale directrice; ensuite, que sa distance à ce plan augmente proportionnellement à la longueur du rayon polaire.

Voyons d'abord le premier point. Le dispositif des mesures est simple en opérant par voie graphique. Il s'agit tout d'abord d'obtenir les projections des

côtes non directrices sur le plan directeur. Dans ce but, il suffit de photographier ou de dessiner par projection une coquille « de profil », c'est-à-dire de telle sorte que le plan directeur se projette sur la plaque ou sur le papier. Certes, la projection ainsi obtenue n'est pas rigoureusement orthogonale, à cause de l'effet perspectif; cependant, en photographiant à distance suffisante (1), la déformation apportée par la perspective peut être réduite à des proportions négligeables. On obtient ainsi des images analogues à celle de la figure 12, que nous donnons comme exemple.

Une fois qu'on dispose ainsi des projections des côtes non directrices sur le plan directeur, il suffit de vérifier que ce sont bien toutes des spirales de même angle que la spirale directrice. On peut utiliser deux procédés, basés sur des principes différents, mais qui donnent des résultats équivalents. L'un, purement géométrique, est basé sur la propriété suivante : Si deux spirales logarithmiques ont même pôle et même paramètre, on peut toujours les faire coïncider sur toute leur longueur, en faisant exécuter à l'une d'elles une rotation convenable autour du pôle.

En pratique, on fait un décalque sur transparent du dessin obtenu, comme on l'a indiqué; on fait coïncider les pôles des spirales des deux dessins, on les fixe au moyen d'une aiguille et l'on fait tourner le transparent jusqu'au moment où la spirale à vérifier coïncide avec la spirale directrice. Dans ces conditions, nous avons pu vérifier, ainsi que la théorie le fait prévoir, que les projections des côtes non directrices coïncident bien sur toute leur étendue avec la spirale directrice.

L'autre procédé exige des mensurations. Rapportons les équations de deux spirales logarithmiques de même paramètre et de même pôle à un même axe polaire. Écrivons leurs équations :

$$\rho_1 = a_1 e^{p\omega},$$
$$\rho_2 = a_2 e^{p\omega}.$$

Si donc on mesure les longueurs des rayons polaires correspondant à un même angle polaire, celles-ci doivent être dans le rapport des coefficients a_1 et a_2 :

$$\frac{\rho_1}{\rho_2} = \frac{a_1}{a_2} = \text{constante},$$

et ceci sera vrai pour n'importe quel angle polaire considéré. En pratique, il suffit donc de tracer sur le dessin des droites quelconques passant par le pôle et de vérifier que les spirales du dessin divisent chacune d'entre elles en segments dont la longueur reste constamment proportionnelle de l'une à l'autre. Voici, par exemple, un protocole de mesures effectuées de cette façon sur une

(1) Quitte à agrandir ultérieurement au moyen d'un appareil agrandisseur.

valve d'*Arca*, celle précisément qui fait l'objet de la figure 12 : Des rayons polaires ont été tracés de 10 en 10 degrés en partant du rebord libre de la valve; on a mesuré la longueur (en millimètres) des rayons polaires correspondant à la spirale directrice (ρ_1) et à la spirale marquée d'un pointillé (ρ_2). La dernière colonne du tableau montre que la valeur du rapport ρ_1/ρ_2 est constante, dans des limites très étroites.

ω	ρ_1	ρ_2	ρ_2/ρ_1
0	94,2	67	0,707
10	84,7	60,2	0,709
20	73,1	52,0	0,709
30	64,0	45,4	0,709
40	56,5	40,0	0,709
50	50,0	35,4	0,709
60	45,0	31,7	0,707
70	41,0	29,0	0,705
80	36,5	25,6	0,704
90	33,2	27,2	0,705

Nous en arrivons au dernier point de ce chapitre.

Il nous reste encore à vérifier dans des cas concrets que les côtes non directrices s'éloignent du plan directeur proportionnellement à la longueur du rayon polaire de leur projection sur ce plan. La vérification directe de cette propriété est moins aisée que les précédentes, car certaines mensurations ne sont pas d'exécution commode. Il est facile de mesurer la distance d'un point de la coquille au plan directeur. Il suffit en effet de scier la coquille suivant le plan directeur, de poser la tranche de section à plat sur un plan et de mesurer au moyen d'un instrument approprié la hauteur du point par rapport au plan. En revanche, sans instrument spécialement conçu, il est difficile de mesurer la longueur du rayon polaire de la projection d'un point sur le plan directeur. Nous avons donc cherché une voie détournée plus commode. Nous l'avons trouvée de la façon suivante : Dans une spirale logarithmique gauche, la distance au plan de référence est proportionnelle à la longueur de l'arc de la spirale comptée depuis l'origine. Nous avons donc essayé de vérifier cette proportionnalité. La mesure de la distance d'un point au plan directeur est faite comme on vient de l'expliquer; celle de la longueur de l'arc de la spirale gauche est faite en collant sur la surface de la côte un fil portant des marques équidistantes et dont une extrémité est placée exactement à la pointe de l'umbo. Les

résultats d'une série de mesures effectuées de cette façon, toujours sur la coquille de la figure 12, sont représentés dans le graphique de la figure 13. En abscisses a été portée la longueur *s* de l'arc de la spirale gauche étudiée (celle qui est

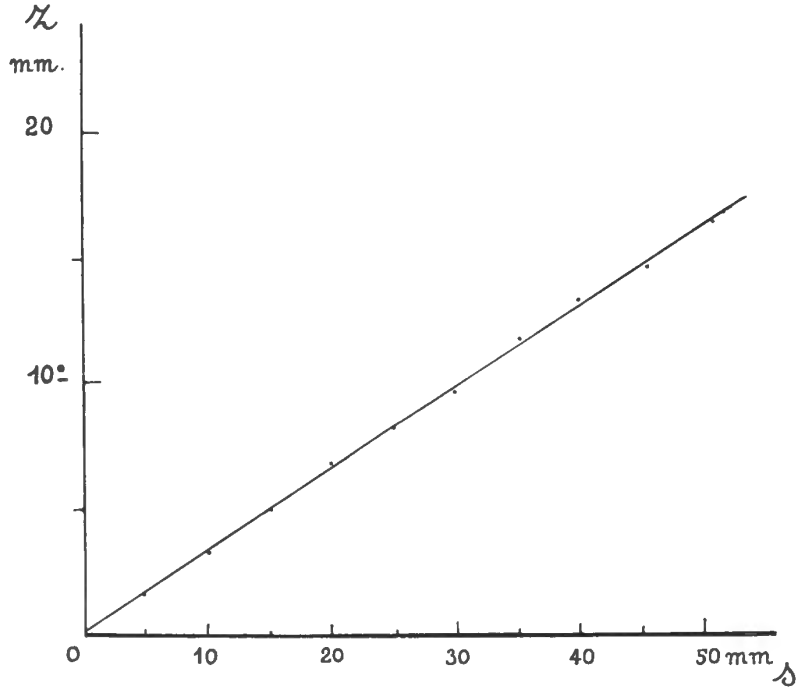

FIG. 13. — Mesure de la cote *z* d'une spirale non directrice chez un *Cardium* en fonction de la longueur *s* d'un arc de spirale.
Les points s'alignent suivant une ligne droite.

marquée d'un trait interrompu dans la figure 12), et en ordonnées les distances *z* des points correspondant au plan directeur. On constatera que les points mesurés s'alignent suivant une droite et que la règle de proportionnalité est donc vérifiée.

6. ÉQUATION GÉNÉRALE DE LA SURFACE D'UNE VALVE DE LAMELLIBRANCHE.

Dans tout ce qui précède, nous n'avons parlé que de côtes, directrices ou non, c'est-à-dire de *lignes* tracées sur la surface de la coquille. Nous avons essayé de déterminer leur nature et de les mesurer. Le moment est venu de passer à un point de vue plus général et de considérer une valve dans son entièreté, c'est-à-dire comme un ensemble de lignes, comme une *surface*.

L'équation générale de la surface d'une coquille de Lamellibranche se déduit immédiatement de tout ce qui précède. Il suffit en effet de considérer l'équation générale des côtes tracées sur la coquille. Cette équation renferme deux coefficients, A et K, dont les valeurs, constantes pour une même côte, diffèrent d'une

côte à l'autre. Il suffit de traiter ces deux coefficients comme des variables et d'établir une relation fonctionnelle entre eux pour trouver l'équation générale d'une surface spirale logarithmique. Celle-ci s'écrira donc, toujours dans le système des coordonnées cylindriques :

$$\left.\begin{aligned} \rho &= A\, e^{p\omega}, \\ z &= K\rho, \\ A &= f(K). \end{aligned}\right\} \qquad (9)$$

La nature de la fonction $f(K)$ peut être quelconque. Si l'on veut connaître de façon exacte et précise la forme géométrique d'une coquille, il faut en déterminer les valeurs.

Cette détermination n'est pas aisée. C'est pourquoi, dans ce chapitre et le suivant, nous indiquerons comment on peut pousser les investigations plus loin.

Tout d'abord, transformons les équations (9) de la surface spirale et mettons-les sous forme paramétrique. Désignons par α la variable indépendante. Posons

$$\omega = \omega_1 + \alpha; \qquad \rho_1 = A\, e^{p\omega_1}; \qquad z_1 = K\, A\, e^{p\omega_1}.$$

L'équation générale (8) de la spirale logarithmique devient

$$\rho = \rho_1 e^{p\alpha}; \qquad \omega = \omega_1 + \alpha; \qquad z = z_1 e^{p\alpha}, \qquad (10)$$

expressions dans lesquelles ρ_1, ω_1 et z_1 sont des constantes.

Les équations (10) deviennent celles d'une surface spirale si l'on considère ρ_1, ω_1 et z_1 comme des variables liées par un lien fonctionnel : $f(\rho_1, \omega_1, z_1) = 0$, ou bien, ce qui revient au même, si on les considère comme des fonctions d'un paramètre t.

Considérons maintenant une coquille de Lamellibranche. Orientons-la dans un trièdre trirectangle $Oxyz$ de sens direct, de telle sorte que l'umbo coïncide avec le sommet O du trièdre et que le plan directeur coïncide avec le plan des xy. Soit M un point du bord libre de la valve, de coordonnées cylindriques ρ_0, ω_0, z_0. Ce point fait partie d'une spirale logarithmique de pôle O et d'équations paramétriques :

$$\rho = \rho_0 e^{p\alpha}; \qquad \omega = \omega_0 + \alpha; \qquad z = z_0 e^{p\alpha}. \qquad (11)$$

Considérons enfin l'ensemble du rebord de la valve. Celui-ci, qui constitue une courbe fermée, peut être considéré comme engendré par le déplacement dans l'espace du point M. L'équation de cette courbe peut s'exprimer comme suit :

$$f(\rho_0, \omega_0, z_0) = 0,$$

ou bien, en considérant un paramètre t,

$$\rho_0 = \varphi(t); \qquad \omega_0 = \Psi(t); \qquad z_0 = \chi(t).$$

Cependant, si l'on considère ρ_0, ω_0 et z_0 comme des fonctions d'un même paramètre, les équations (11) deviennent celles d'une surface logarithmique.

Nous arrivons donc au résultat que voici : *Les équations de la surface d'une coquille sont les suivantes :*

$$\rho = \rho_0 e^{p\alpha}; \qquad \omega = \omega_0 + \alpha; \qquad z = z_0 e^{p\alpha}, \tag{12}$$

équations dans lesquelles ρ_0, ω_0 *et* z_0 *sont les termes des équations exprimant, en coordonnées cylindriques, la forme du rebord libre de la valve, lorsque le plan directeur est situé dans le plan des* xy *et l'origine des coordonnées au pôle de la coquille.*

7. LES CARACTÉRISTIQUES GÉOMÉTRIQUES NATURELLES D'UNE COQUILLE DE LAMELLIBRANCHE.

A de nombreuses reprises, on a essayé de pratiquer des mesures des coquilles de Lamellibranches, afin d'en dégager des caractéristiques quantitatives spécifiques. On a ainsi tenté d'estimer des quantités que l'on appelle, par exemple, la « longueur », la « largeur », la « hauteur » des valves, et qui sont en réalité des données tout à fait arbitraires. C'est un non-sens géométrique de parler de « longueur », « largeur », « hauteur » quand il s'agit d'objets de ce genre, limités par des surfaces spirales. Lorsqu'on place une valve dans la position traditionnelle des zoologistes, on appelle, par exemple, « longueur » la distance entre le point le plus antérieur et le point le plus postérieur de la valve. Il n'y aurait point d'inconvénient à agir de la sorte si les données ainsi définies suffisaient à caractériser les coquilles et permettaient des comparaisons entre espèces différentes. Qu'il n'en soit pas ainsi est un fait assez clair et qui explique suffisamment le complet insuccès de ces tentatives. On voit tout de suite que des formes aussi compliquées que celles des coquilles ne se laissent pas définir simplement par « longueur », « largeur », « hauteur ». Bien pis, il y a danger à les utiliser pour la comparaison entre espèces différentes, car les points qui servent aux mesures ne sont pas homologues chez toutes les espèces : par exemple, le point le plus « antérieur » d'une certaine espèce n'est pas l'homologue géométrique du point le plus « antérieur » d'une autre espèce. On a essayé de perfectionner le système en mesurant certains angles; mais les mêmes objections se soulèvent, car les points qui servent à les définir sont eux aussi arbitraires.

A ces notions empiriques, il y aurait intérêt à substituer des données basées sur une étude géométrique rationnelle, et ainsi de définir des caractéristiques « naturelles » des coquilles.

La façon la plus rigoureuse d'exprimer la forme d'une coquille est évidemment de donner les équations de sa surface.

Mais il s'agit maintenant de savoir si cette façon de procéder est applicable *dans la pratique*. Trouver une équation n'est pas un but en soi pour un biologiste. Le plus souvent, on cherche des termes de comparaison entre espèces ou entre individus. Ce qui satisfera l'esprit mathématique le rebutera s'il n'y trouve les

applications concrètes. Les chiffres, les équations ne lui seront d'aucun secours s'ils ne se prêtent pas à la solution de problèmes pratiques. Or, au premier abord, les équations générales de la surface d'une coquille paraissent peu maniables, et l'on pourrait croire qu'elles s'adaptent mal à la détermination en série de ces caractéristiques « naturelles » auxquelles nous faisions allusion tout à l'heure. En réalité il n'en est rien : Ces déterminations ne sont pas difficiles, pas beaucoup plus que celle des caractéristiques empiriques utilisées jusqu'ici, et cependant incomparablement plus précises. Nous allons indiquer comment on peut opérer et comment on peut apporter des simplifications considérables à la façon de procéder.

Il faut tout d'abord trouver les éléments permettant l'orientation correcte de la coquille. Ce sont l'*umbo* et le *plan directeur*. La situation du premier est évidente; quant au plan directeur, nous avons déjà indiqué ailleurs comment on peut en déterminer la situation. Nous y reviendrons d'ailleurs *in fine*, en étudiant un exemple concret.

Ceci étant fait, on doit déterminer les valeurs de quatre éléments; l'un est une constante, le paramètre p; les trois autres des fonctions : ce sont ρ_0, ω_0, z_0. Nous avons montré antérieurement comment déterminer les valeurs de p, et d'ailleurs nous le rappellerons tout à l'heure. Il nous reste donc seulement à nous occuper des fonctions ρ_0, ω_0, z_0.

Il ne peut être question de définir ces fonctions par des équations. En effet, à part de rares exceptions où le rebord de la coquille est d'une grande simplicité géométrique (coquilles à ouverture circulaire ou elliptique), la forme du rebord défie toute analyse géométrique. Mais, ce qu'on peut faire, c'est, par exemple, dresser des tables qui en donnent des valeurs numériques (1). On pourrait, par exemple, faire des mesures point par point : on mesurerait les coordonnées cylindriques ρ, ω, z, de points aussi rapprochés que possible les uns des autres, par des techniques qu'on peut aisément imaginer, et l'on rassemblerait en un tableau les résultats numériques obtenus. N'insistons pas sur les détails de ces opérations et bornons-nous à en discuter la portée.

Cette méthode serait d'application générale. Elle serait aussi bien valable pour les coquilles de Lamellibranches, sujet de notre travail actuel, que pour toutes les autres formations biologiques développées en surfaces spirales. Faut-il ajouter, cependant, qu'elle serait peu commode et que les tables obtenues se

---

(1) Il en est de même pour une foule de fonctions, depuis les plus banales jusqu'aux plus transcendantes. Par exemple, la température d'un lieu en fonction du temps. On ne peut exprimer cette fonction par une équation, mais on peut dresser des tables donnant la température observée à tous les moments de l'année. Ou bien, mieux encore, on peut en donner des représentations graphiques; les thermomètres enregistreurs ne font pas autre chose.

prêteraient mal à des comparaisons entre différentes formes? Nous allons donc essayer de trouver mieux et plus simple. Dans ce but, nous allons opérer de façon différente, en utilisant principalement la méthode graphique.

Notre point de départ est le fait suivant : *Chez presque tous les Lamellibranches, le rebord libre des valves est contenu tout entier dans un plan, et ce plan passe par l'umbo.* Nous disions « presque » tous les Lamellibranches, car il en est dont le rebord des valves décrit une courbe gauche. Presque toujours, il s'agit de formes dont les deux valves ne peuvent pas se rejoindre bord à bord. Tels sont, par exemple, les Pholadidés. Pour ces derniers, seule la méthode esquissée plus haut est applicable. Ce n'est qu'aux autres, qui forment d'ailleurs l'immense majorité des Lamellibranches, que s'applique ce qui va suivre.

Avant d'arriver au cœur de notre démonstration, nous devrons au préalable définir une nouvelle constante de chaque coquille de Lamellibranche, que nous appellerons son *angle d'incidence.*

Examinons une série de Lamellibranches dont le rebord des valves soit compris dans un plan. Les deux valves s'appliquent alors bord à bord lorsque la coquille est fermée, et ce plan peut être appelé le plan de fermeture des valves. Nous appellerons *angle d'incidence,* l'angle que fait ce plan de fermeture des valves avec le plan directeur.

Comparons quelques espèces, et nous ne tarderons pas à constater que cet « angle d'incidence » n'est pas le même pour tous les Lamellibranches et que c'est là un facteur important dans la caractérisation de la forme. Chez un *Pecten*, par exemple, le plan directeur est exactement perpendiculaire au plan de fermeture des valves (angle d'incidence égal à 90°). Mais ce cas est relativement peu fréquent. Chez la plupart des espèces, il est plus ou moins incliné et peut aller jusqu'à coïncider presque avec le plan de fermeture des valves. On peut aisément trouver tous les intermédiaires entre ce dernier cas et celui de *Pecten.*

La meilleure façon de déterminer l'angle d'incidence est d'examiner l'ensemble des valves dans leur position naturelle fermée, en tournant les umbo vers l'observateur. La situation du plan directeur est alors facile à établir, ainsi que nous l'avons dit plus haut; celui-ci étant connu, la mesure de l'angle d'incidence est aisée. Les dessins de la figure 14 montrent à titre d'exemple quelques Lamellibranches étudiés de cette façon : a) *Cardium orbita* Sow.; b) *Corbis fimbriata* L.; c) *Chione reticulata* L.; d) *Trapezium oblongum* L. La direction du plan directeur est indiquée par une flèche. On remarquera combien l'aspect général de la coquille se modifie quand l'angle d'incidence varie, tout particulièrement la région de l'umbo. Lorsque l'angle d'incidence est voisin de 90°, la pointe de l'umbo apparaît surplombant immédiatement la charnière. A mesure que l'umbo devient de plus en plus aigu, sa pointe est de plus en plus déjetée obliquement. Suivant l'expression consacrée, les umbo « regardent vers l'arrière » de la coquille. Une mention toute spéciale doit être réservée aux espèces chez lesquelles l'angle d'incidence est très petit. Presque tous les Mytilidés sont dans ce cas; l'aspect de leur coquille est très caractéristique.

Revenons maintenant à notre problème : Étudions tout d'abord une coquille dont l'angle d'incidence soit égal à 90°. Ce cas particulier est le plus simple et le cas général s'en déduira aisément.

Commençons, comme toujours, par orienter la valve dans un trièdre trirectangle de sens direct $Oxyz$, de telle sorte que l'umbo soit en O et que le plan directeur coïncide avec le plan des xy. Dessinons ensuite sur un papier les contours du bord libre de la coquille. Ce contour constitue nécessairement une figure plane, fermée, passant par l'umbo (fig. 15*b*). Désignons celui-ci par la lettre O. Portons sur le dessin la trace OX du plan directeur sur le plan du papier; ce sera évidemment la droite passant par l'extrémité marginale D de la

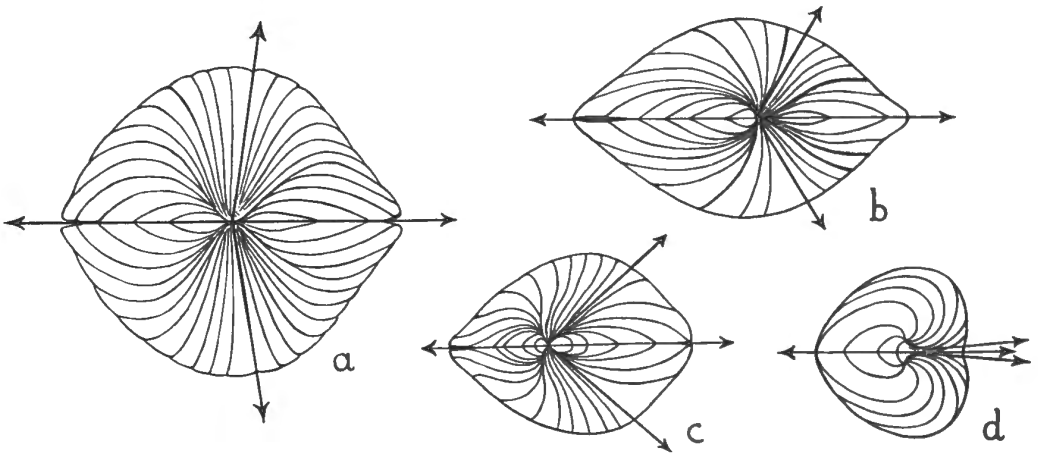

FIG. 14. — Quelques exemples montrant les différences d'aspect de quelques coquilles suivant la valeur de l'angle d'incidence. La direction des plans de fermeture et des plans directeurs est indiquée par des flèches.

spirale directrice. En O, élevons une perpendiculaire OZ. Nous avons ainsi une représentation, sur le papier, du plan des xz. Si M est un point du rebord de la valve, de coordonnées XZ, les valeurs de ρ_0, ω_0, z_0 sont données par les expressions suivantes :

$$\rho_0 = X; \qquad \omega_0 = 0; \qquad z_0 = Z. \tag{13}$$

Si l'on considère l'ensemble du rebord de la valve, ces expressions définissent les trois fonctions ρ_0, ω_0, z_0 exprimées en fonction de X et Z, dont les valeurs sont représentées graphiquement par le dessin du bord libre.

Étudions maintenant une coquille dont l'angle d'incidence diffère de 90°. Dessinons encore une fois les contours du bord libre de la coquille. Désignons l'umbo par O, par OX la trace du plan directeur sur le plan du papier, par OZ une perpendiculaire à OX. Soit θ l'angle d'incidence. Le plan des XZ fait donc avec le plan des xy un angle égal à θ. Soit M un point du rebord de la valve, de coordonnées XZ dans cette représentation. Cherchons à calculer les valeurs

de ρ_0, ω_0, z_0. Dans ce but, abaissons de M une perpendiculaire MP sur le plan des xy et une perpendiculaire MQ à l'axe des x (voir fig. 15) (1). Celle-ci est évidemment comprise toute entière dans le plan des XZ et, par conséquent, l'angle MQP est égal à θ. A partir de cela on tire aisément les valeurs cherchées :

$$\rho_0 = \overline{OP} = \sqrt{X^2 + Z^2 \cos^2 \theta} \qquad \operatorname{tg} \omega_0 = \frac{PQ}{OQ} = \frac{Z \cos \theta}{X} \qquad z_0 = MP = Z \sin \theta. \qquad (14)$$

Si l'on considère l'ensemble du rebord de la valve, ces expressions expriment les fonctions ρ_0, ω_0, z_0 en fonction de X et Z, dont les valeurs sont repré-

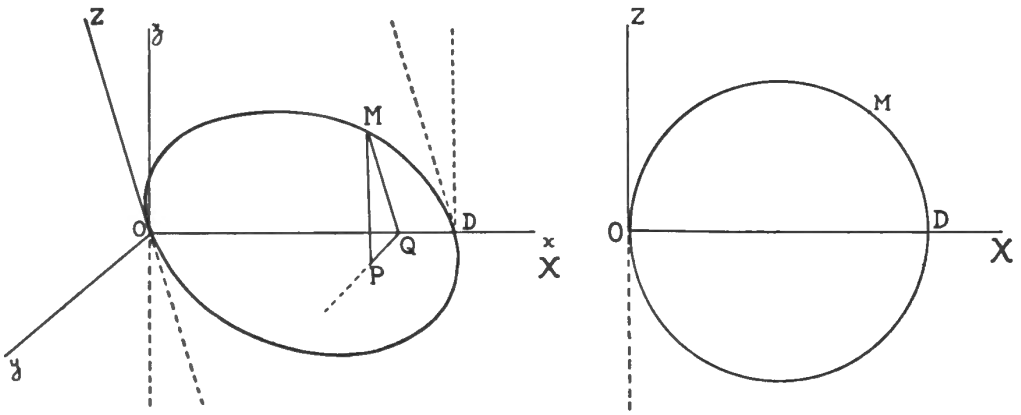

FIG. 15. — Explication dans le texte.

sentées graphiquement par le dessin du rebord des valves; on verra aisément que les formules (13) ne sont qu'un cas particulier des formules (14), pour $\theta = 90°$.

Voici donc où nous aboutissons : *Lorsque le rebord libre d'une coquille est plan, il suffit d'en dessiner les contours en repérant la position du plan directeur et de déterminer l'angle d'incidence* θ *pour disposer de tous les éléments permettant de calculer les trois fonctions* ρ_0, ω_0, z_0 *qui figurent dans l'équation de la surface de la coquille.* L'analyse de la page précédente montre en détail comment on doit procéder. Dans la pratique, cependant, lorsqu'il s'agira, par exemple, de comparer les formes de différentes espèces, on n'aura pas besoin de calculer les trois fonctions ρ_0, ω_0, z_0, dont les expressions, sans être compliquées, nécessitent cependant des opérations assez fastidieuses. Au lieu de comparer l'allure de ces fonctions, qui nécessite forcément une analyse

(1) Dans le dessin on a supposé que le rebord libre de la valve est circulaire et que la côte directrice est la côte médiane de la valve.

mathématique assez complexe, on comparera simplement les angles d'incidence, d'une part, et les dessins des rebords libres des coquilles, d'autre part. C'est là une tâche extrêmement facile.

*
* *

Nous allons illustrer ce qui précède par un exemple concret; ce sera pour nous l'occasion de montrer combien la détermination des caractéristiques « naturelles » des coquilles de Lamellibranches est aisée. Un *Cardium orbita* Sow. sera pris comme sujet d'étude; nous en ferons une étude systématique et complète.

1. Déterminons tout d'abord la *situation du plan directeur* et la *valeur de l'angle d'incidence*. Examinons l'ensemble des deux valves dans la position naturelle fermée de la coquille, l'umbo étant tourné vers l'observateur. Les côtes tracées à la surface de la coquille divergent à partir de l'umbo. L'observateur voit celles qui sont situées à son extrême gauche décrire des courbes à concavité ouverte vers la gauche, tandis que celles qui sont à son extrême droite décrivent des courbes à concavité ouverte vers la droite. Entre les deux espèces de côtes, il s'en trouve une qui forme transition et qui se projette suivant une ligne droite lorsqu'elle est convenablement orientée : c'est la côte directrice. Le plan directeur est le plan parallèle à la direction du regard passant par cette droite.

Il suffit de dessiner les deux valves dans cette position pour pouvoir déterminer immédiatement l'angle d'incidence. La figure 16*a* est assez éloquente à cet égard pour qu'on puisse ne pas la commenter. Chez *Cardium orbita*, on a ainsi trouvé $\theta = 81°$.

2. Déterminons maintenant la valeur du *paramètre* p *de la surface spirale*. Nous le mesurerons sur la côte directrice. Celle-ci, nous le savons, décrit une spirale logarithmique plane. Nous devons nous procurer un dessin de cette spirale. Deux procédés s'offrent à nous : l'un consiste à scier une valve, en dirigeant le trait de scie suivant le plan directeur; la tranche de section est le tracé de la côte directrice. On peut l'étudier directement ou en reporter le dessin sur papier en en prenant une empreinte à l'encre grasse; c'est par ce moyen qu'a été obtenu le dessin de la figure 16*b*. L'autre procédé, qui n'oblige pas à scier une valve, consiste à dessiner à la chambre claire le tracé de la côte directrice. Dans ce but, on dispose la coquille de telle sorte que le plan directeur soit exactement *perpendiculaire* à la direction du regard et l'on dessine les contours de la côte directrice (1). Le résultat est le même par les deux procédés.

---

(1) Lorsque cette orientation est correctement réalisée, le dessin à la chambre claire de n'*importe quelle côte* peut remplacer le dessin de la côte directrice, si celle-ci n'est pas clairement visible (ce qui arrive quelquefois) : en effet, la projection sur le plan directeur de n'importe quelle spirale gauche faisant partie d'une surface spirale est une spirale logarithmique plane de même paramètre que la spirale directrice.

Sur le dessin de la côte directrice, on repère l'umbo et l'on trace deux sécantes OA, OB, faisant entre elles un angle quelconque ω. Si ρ_1 et ρ_2 sont les longueurs respectives de OA et OB, on a, par un calcul que l'on tire aisément de l'équation fondamentale de la spirale logarithmique :

$$p = \frac{\log \rho_1 - \log \rho_2}{\omega},$$

équation dans laquelle les angles sont exprimés en radians et où les logarithmes sont des logarithmes népériens. Si l'on exprime, comme il est usuel, les angles

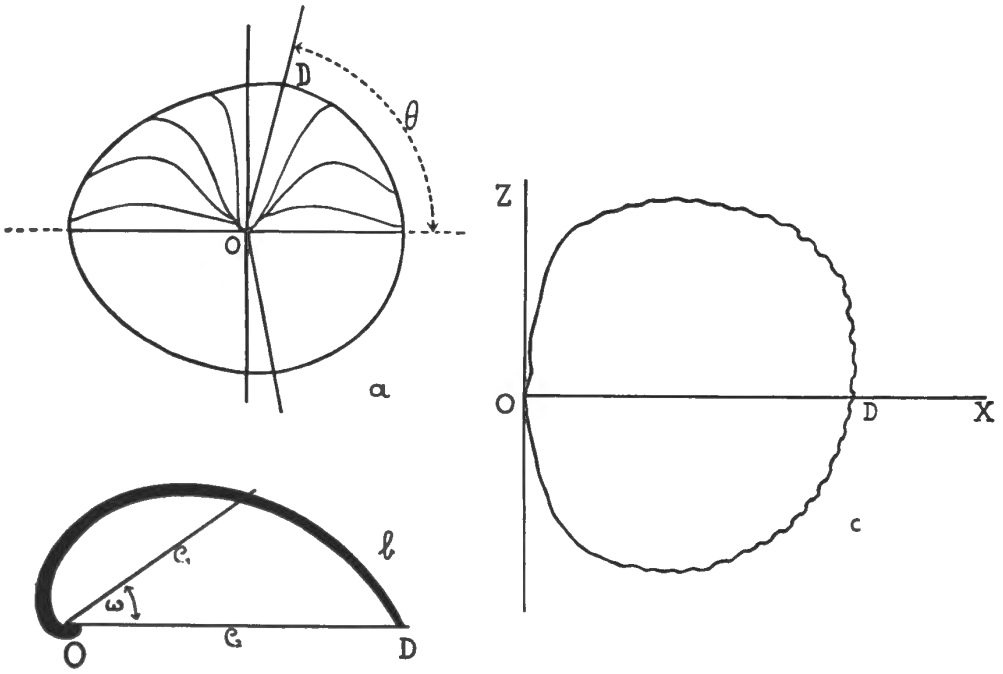

FIG. 16. — Ensemble des caractéristiques géométriques d'une valve de *Cardium edule* représentées graphiquement.

en degrés et si l'on a recours aux logarithmes décimaux, cette formule devient .

$$p = \frac{57{,}285}{0{,}4343} \frac{\log_{10} \rho_1 - \log_{10} \rho_2}{\omega} = 130{,}75 \frac{\log_{10} \rho_1 - \log_{10} \rho_2}{\omega}.$$

Dans l'exemple choisi, on a trouvé pour *Cardium orbita* : $p = 0{,}71$.

3. Enfin, dessinons le contour du rebord libre de la valve et orientons-le dans un système de coordonnées convenables. Dans ce but, sur le dessin du rebord libre de la valve, nous marquerons O à l'endroit correspondant à l'extrémité de l'umbo, nous tracerons une droite OZ passant par l'extrémité D de la

côte directrice et une autre droite OX perpendiculaire à OZ (fig. 16*c*). Notre travail est terminé.

Les éléments que nous avons rassemblés suffisent à caractériser de façon complète la forme géométrique des valves. En effet, grâce à eux, on peut calculer les paramètres de l'équation de la surface de la coquille. Ainsi que nous l'avons dit plus haut, on peut s'arrêter là, car le calcul de l'équation elle-même n'est pas indispensable. Allons cependant jusqu'au bout dans l'étude de notre exemplaire de *Cardium orbita* :

Les équations générales trouvées précédemment étaient :

$$\rho = \rho_0 e^{p\alpha}; \qquad \omega = \omega_0 + \alpha \qquad z = z_0 e^{p\alpha};$$

$$\rho_0 = \sqrt{X^2 + Z^2 \cos^2 \theta}; \qquad \operatorname{tg} \omega_0 = \frac{Z}{X} \cdot \cos \theta; \qquad z_0 = Z \cdot \sin \theta.$$

Dans notre exemple $p = 0{,}71$ et $\theta = 81°$; nous avons donc finalement les équations de l'exemplaire étudié :

$$\rho = \sqrt{X^2 + 0{,}97\, Z^2} \cdot e^{0{,}71\,\alpha}; \qquad \omega = \alpha + \operatorname{arc\,tg}\, 0{,}98 \frac{Z}{X}: \qquad z = 0{,}16\, Z\, e^{0{,}71\,\alpha}.$$

Les valeurs numériques des fonctions X et Z de cette équation sont les valeurs des coordonnées cartésiennes X et Z de la courbe C dessinée dans la figure 16*c*.

DEUXIÈME PARTIE

La mécanique de développement des spirales logarithmiques.

Après avoir étudié la forme de la coquille des Lamellibranches de façon en quelque sorte statique, abordons un point de vue dynamique et analysons leur mécanisme de développement. Nous allons rechercher quel mode de croissance, quelle répartition de forces ou de facteurs de croissance conduisent à l'édification de surfaces spirales logarithmiques. Il est bien entendu que nous étudions ici uniquement les relations entre les facteurs de croissance et non point leur nature. Le problème épineux de l'histogénèse de la coquille ne sera donc point envisagé : les considérations qui vont suivre en font totalement abstraction et gardent toujours la même valeur, quelque opinion que l'on ait sur le processus de sécrétion du calcaire et sur le rôle du manteau dans l'activité sécrétoire.

Nous ne connaissons, au sujet de la mécanique de développement des spirales logarithmiques biologiques, que l'essai de D'ARCY-THOMPSON, repris et quelque peu complété par HUXLEY; il concerne principalement les Gastéropodes, mais les conclusions pourraient en être transposées aisément aux Lamellibranches.

Le raisonnement de D'ARCY-THOMPSON a comme point de départ une des propriétés fondamentales des spirales logarithmiques planes, déjà signalée plus haut : en tout point de la courbe, l'angle V que fait la tangente avec le rayon polaire est constant; comme la spirale logarithmique est la seule courbe plane jouissant de cette propriété, il est évident que toute combinaison de forces telle que cet angle reste constant conduira à l'édification d'une spirale logarithmique.

Par exemple, D'ARCY-THOMPSON suppose la répartition de forces suivantes : une force F s'exerçant dans la direction du pôle PO, une autre F′ faisant un angle constant avec F (voir fig. 17*a*). Il démontre que, dans ce cas, on obtient bien une spirale logarithmique.

D'ARCY-THOMPSON, dans le cas des coquilles, admet l'existence d'un système un peu plus compliqué, mais qui, en fait, se ramène au précédent (fig. 17*b*) : une force de traction F en direction du pôle, une force de traction F″ représen-

tant l'activité de croissance de la coquille en longueur, une troisième force F‴ perpendiculaire à F′, représentant la croissance en épaisseur; la composition de ces forces fournit une résultante PO identique à celle du cas précédent.

La théorie de D'ARCY-THOMPSON est séduisante au premier abord et nous l'avions prise comme point de départ au début de nos études. Nous avions même essayé de l'étendre au cas des spirales gauches, que D'ARCY-THOMPSON n'avait pas envisagé et qui ne peut être étudié qu'au prix de calculs assez compliqués. Pour rendre compte de la genèse d'une spirale gauche, on n'a qu'à ajouter dans le schéma de D'ARCY-THOMPSON une quatrième force F⁗, perpendiculaire à F″ et F‴ et responsable du « gauchissement » de la courbe.

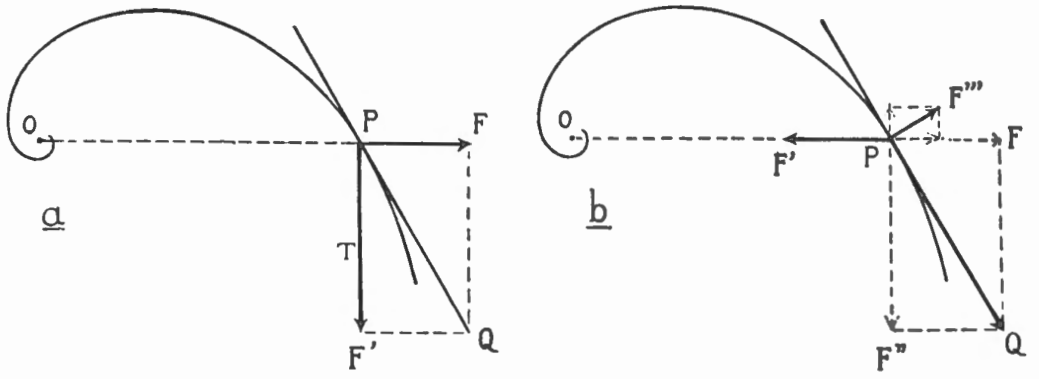

FIG. 17. — Équilibre des forces dans la genèse d'une spirale logarithmique plane, d'après d'Arcy-Thompson.

En effectuant ce travail, nous avons cependant rencontré une difficulté : lorsqu'on envisage l'ensemble d'une coquille, on constate que l'angle V — compris entre le rayon polaire et la tangente à la courbe — n'est pas le même pour toutes les spirales logarithmiques qui la constituent; par conséquent, la répartition des forces supposées d'après cette théorie serait différente d'un point à l'autre du bord de la coquille. Étant donnée la grande régularité de forme d'une coquille, on pouvait s'imaginer que la loi qui gouverne la répartition de ces forces serait relativement simple. L'examen de cas concrets montre qu'au contraire, dans l'hypothèse de la validité de la théorie, on arrive à une représentation extrêmement compliquée et presque inaccessible. Cette conséquence un peu inattendue n'est évidemment pas un argument contre la théorie, mais elle nous a conduit à réexaminer l'ensemble de la question; nous avons abouti à la conclusion qu'un système tel qu'il est postulé par D'ARCY-THOMPSON — soit dans la théorie primitive, soit dans une théorie étendue aux spirales gauches — peut *théoriquement* rendre compte de l'édification de spirales logarithmiques, mais ne se trouve pas *effectivement* réalisé dans les coquilles. Le point d'achop-

pement de la théorie est la force supposée s'exercer en direction du pôle. Quelle est sa nature ? Pour la coquille des Gastéropodes, D'ARCY-THOMPSON admet qu'une telle force est représentée par la traction constante du muscle columellaire. Cette interprétation pourrait à la rigueur être retenue à titre d'hypothèse de travail, quoique la disposition anatomique du muscle columellaire, spécialement dans les coquilles turbinées, ne semble guère compatible avec elle. Seulement, chez tous les autres Mollusques que les Gastéropodes (Nautiles, Ammonites, Lamellibranches), il n'y a pas de muscle columellaire; par ailleurs, les muscles parfois puissants qui s'insèrent sur les coquilles (muscle adducteur des Lamellibranches) n'agissent pas sur leur forme. On est donc obligé de postuler, pour la coquille de ces Mollusques, et aussi pour les dents, ongles et cornes qui poussent en forme de spirale logarithmique, une force de nature complètement inconnue qui agirait dans la direction du pôle. On pourrait peut-être se résigner à accepter le postulat si, dans beaucoup de cas, le pôle de la courbe ne tombait pas, soit dans des parties de l'organisme entièrement dénuées de vitalité (dans la masse calcaire de la coquille elle-même, chez beaucoup de Lamellibranches), soit même quelquefois en dehors de l'organisme.

En fait, quand on y réfléchit bien, le pôle des spirales logarithmiques biologiques est un point purement mathématique qui s'est introduit dans les raisonnements, parce que, pour des raisons de commodité, on a été amené à utiliser les représentations en coordonnées polaires; mais il n'est pas impliqué directement dans le développement biologique de la courbe. Si l'on utilisait d'autres systèmes de coordonnées, on pourrait s'en passer tout à fait, mais alors les expressions mathématiques revêtiraient des formes extrêmement compliquées et très défavorables aux calculs.

Toute théorie qui fera jouer au pôle un rôle actif dans le mécanisme du développement de la coquille, soit comme centre de traction, — ainsi que le faisait D'ARCY-THOMPSON, — soit même simplement comme centre d'influence ou d'organisation, est dangereuse.

Il faut donc, pour trouver une explication dynamique suffisante de la genèse des spirales logarithmiques biologiques, rechercher une répartition de forces en se basant uniquement sur la situation actuelle de l'élément sécrétant à tous les moments de son activité, sans faire appel à des éléments étrangers.

Dans le beau livre de J. HUXLEY : « Problems of relative Growth », quelques pages sont consacrées à l'étude des spirales logarithmiques. Cette étude succincte, inspirée en partie de celle de D'ARCY-THOMPSON, est basée sur une vue très juste des données fondamentales du problème, mais on y regrette des lacunes et des erreurs dans les détails; elle ouvre la voie à son étude, mais elle n'a pas été poussée assez loin pour aboutir à la solution exacte, qui est notablement plus complexe qu'on ne l'aurait cru.

Nous ne pouvons mieux faire comprendre la position de HUXLEY qu'en citant un passage, qui est un modèle de clarté et de logique. Il concerne la morphogénèse de la corne du rhinocéros, problème déjà envisagé par D'ARCY-THOMPSON :

« The horn of a rhinoceros, then, is produced by intensive production of keratin in special form and abundance over a limited area of the head epidermis... On this horn-area, keratin is being produced so as to accumulate at right angles to the surface. In addition, the horn-area itself is enlarging over the surface as the animal grows... If the rate of keratin-production at any one moment were equal over the whole horn-area, the resultant horn would clearly have the form of a cone, whose precise shape would depend upon the relation between the rate of addition of new material, and the rate of spread of the horn-area over the surface of the head; if the two rates were equal, the cone would be a right-angled one, and so forth. But as a matter of fact, in the common rhinoceros growth is not uniform over the horn-area : it is at its maximum anteriorly, and grades steadily down to the posterior margin. As result, the horn of course curves backwards; and the precise form of the curve is that known as a logarithmic spiral. »

Ce court passage indique très exactement les principes mêmes de la croissance en spirale logarithmique, et ceux-ci sont exprimés clairement plus loin par le même auteur : « ...logarithmic spiral form must always result in organisms when (*a*) growth increments are converted into non-living material as soon as produced; and (*b*) there is a constant ratio between the increments at the two ends of the growing structure, with a regular (though not necessarily uniform) gradient of growth-rate between the high and low point. »

Ces morceaux sont parfaits, mais il n'en sera plus de même de la suite, où nous aurons à relever un certain nombre de fautes assez graves. Préoccupés d'autres problèmes importants, D'ARCY-THOMPSON et HUXLEY n'ont pas eu le temps de faire une démonstration rigoureuse de leurs découvertes, faites de façon en quelque sorte intuitive.

C'est cette lacune que nous allons essayer de combler dans les lignes qui vont suivre. La voie que nous avons choisie : celle de la démonstration mathématique rigoureuse, est assez aride, et nous nous en excusons auprès du lecteur; cependant, les résultats obtenus nous paraissent mériter leur peine.

Nous aurions pu attaquer d'emblée le problème général de la genèse d'une surface spirale quelconque. Cependant, étant donnée la complexité du sujet, nous nous ferons mieux comprendre en envisageant tout d'abord le cas de la formation de figures planes. Pour une coquille, ceci revient, au fond, à étudier la genèse d'une figure comprise dans le plan directeur.

1. GENÈSE DE FIGURES PLANES.

Nous n'avons pas besoin de rappeler que, chez les Mollusques, la coquille s'accroît par l'activité du manteau. L'accroissement en épaisseur des valves est dû à l'activité de la totalité du manteau, tandis que l'accroissement en longueur et largeur — le seul qui nous intéresse ici — est le fait du bord libre du manteau. Afin d'exprimer les problèmes de morphogénèse dans les termes les plus généraux, nous appellerons désormais « matrice » toute région de l'organisme qui sécrète une substance devenant rigide dès le moment de sa sécrétion et désormais

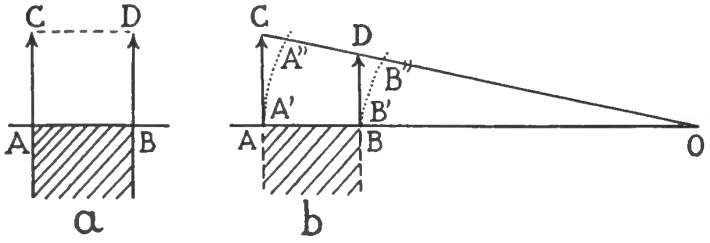

FIG. 18. — Disposition de forces engendrant une baguette droite (*a*) et un édifice circulaire (*b*).

soustraite à tout remaniement de forme ultérieur; le terme « sécrétion » est pris ici dans son sens le plus large. Une matrice est donc la région de croissance active dans un organe à *croissance appositionnelle*.

Avant d'étudier la croissance en spirale logarithmique, étudions tout d'abord quelques cas plus simples.

1. Étudions une matrice dont nous envisageons seulement une coupe parallèle à la direction de la sécrétion et soit AB la coupe de la surface formatrice (voir fig. 18*a*).

Si l'activité formatrice est identique en tous les points de la surface, il est clair que la substance sécrétée prendra la forme d'une baguette droite.

2. *Supposons maintenant que l'activité formatrice soit plus petite en* B *qu'en* A *et que la loi de décroissance de l'activité formatrice entre* A *et* B *soit linéaire*. Dans ce cas, on peut montrer aisément que la substance formée, vue en coupe, aura une forme circulaire. On peut considérer les activités formatrices comme des forces appliquées perpendiculairement à AC, BD, AB; représentons-les par des vecteurs AC, BD (voir fig. 18*b*) de longueur proportionnelle à leur intensité. Les droites AB et CD prolongées se rencontrent en O. Supposons un moment que l'organe formateur s'étende de A jusqu'en O; le point O représente le point où l'activité sécrétoire est nulle. Nous pouvons diviser la substance sécrétée en un nombre infiniment grand de tranches, correspondant chacune

au produit sécrété par l'ensemble de AO pendant un temps infiniment petit. Chacune de ces tranches successives a comme longueur AO, longueur de la matrice qui l'a formée; d'autre part, elles concourent toutes en O, puisque en cet endroit la sécrétion est nulle. Donc l'ensemble des points A', A'', etc., successivement sécrétés par A, formera un cercle, et il en sera de même de tous les points entre A et B. Les rayons de courbure R_A et R_B des cercles AA'A'' et BB'B'' sont faciles à calculer, connaissant la longueur l de la matrice et le rapport q des activités sécrétoires à ses deux extrémités.

Reprenons la figure 18*b*. Nous avons $AB=l$ et $q=AC/BD$; le rayon R_A cherché est AO. D'autre part, $AO/BO=AC/BD$; d'où l'on tire immédiatement

$$R_A = l \cdot \frac{q}{q-1}; \qquad (15) \qquad\qquad R_B = l \cdot \frac{1}{q-1}. \qquad (16)$$

On voit que le rayon de courbure est proportionnel à la longueur l de la matrice.

3. Dans tout ce qui précède, nous avons envisagé des matrices restant immuables pendant tout le temps qu'elles sécrètent. Nous allons maintenant étudier le cas de matrices s'accroissant elles-mêmes en même temps qu'elles sécrètent. Et tout d'abord le cas correspondant aux conditions de l'énoncé 1 : *Supposons qu'une matrice soit douée d'une activité sécrétoire égale en tous ses points, et qu'en même temps qu'elle sécrète, elle s'accroisse proportionnellement à la quantité de substance sécrétée* (1).

Les conditions de cet énoncé peuvent être définies comme suit : Pendant un intervalle de temps *dt*, chacun des points de la matrice AB sécrète une certaine quantité de substance représentant une longueur *ds*, tandis que la matrice s'allonge d'une quantité *da*, le rapport *ds/da* ayant une valeur constante *k*.

On pourra considérer le secretum comme formé par l'empilement d'incréments successifs, constitués par des rectangles infiniment petits, tous de même hauteur *ds* et de base croissant suivant une progression arithmétique de raison *da*. Il est clair que l'ensemble engendré depuis le début du développement (moment où la matrice peut être considérée comme ayant une longueur infiniment petite), jusqu'au moment où la matrice AB a atteint une certaine longueur *l*, dessinera un triangle.

---

(1) Dans tout cet exposé, tout accroissement de la matrice sera supposé « homogène ». Si P est un point quelconque de la matrice AC, et A'C' un état suivant de la matrice, le point P' correspondant à P est toujours tel que

$$\frac{A'P'}{A'C'} = \frac{AP}{AC}.$$

Mais ce triangle pourra être de forme très différente, suivant le mode d'empilement des incréments successifs. En effet, on pourra, par exemple, les superposer de façon que les points homologues A_1, A_2, ..., A_n soient tous disposés sur une normale à AB, et l'on obtiendra un triangle rectangle (fig. 19, I); ou bien de telle façon que les points homologues B_1, B_2, ..., B_n soient sur une même normale à AB, et l'on aura alors le triangle rectangle symétrique du précédent (fig. 19, II); ou bien encore de même pour les points successifs C_1, C_2, ..., C_n sécrétés par le point médian C de la matrice, et l'on aura un triangle isocèle (fig. 19, III); et de même pour tout autre point de la matrice que l'on voudra. Tous ces triangles « possibles » ont même hauteur et même aire, que l'on calcule aisément à partir des données numériques initiales :

$$h = l \cdot \frac{ds}{da} - l\,k; \qquad S = \frac{1}{2} l^2 k. \tag{17}$$

Ces quantités sont les seules qu'on puisse calculer à partir des données de l'énoncé 3 et elles laissent indéterminés les autres éléments (angles ou côtés) nécessaires pour définir complètement la forme d'un triangle. Pour les calculer,

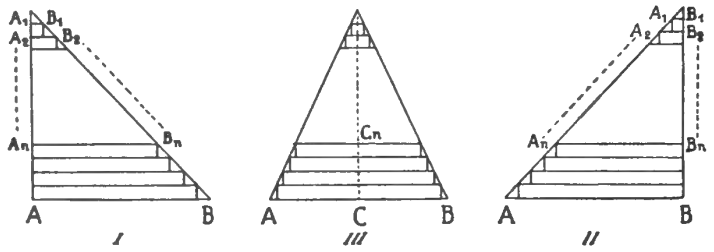

FIG. 19. — Différentes dispositions d'incréments successifs de valeur progressivement croissante.

il faut et il suffit de connaître le mode d'agencement des incréments successifs (mode d'agencement que l'énoncé 3 ne définit pas); le lecteur trouvera sans difficulté la démonstration de ce point. Le mode d'agencement des éléments successifs peut lui-même être défini en déterminant la position sur la matrice du point sécrétant les éléments qui se superposent constamment, ou, plus précisément, qui se disposent constamment suivant une normale à la matrice. Nous appellerons ce point le *point directeur normal de la matrice.*

Cette discussion peut être résumée comme suit. Supposons qu'une matrice à activité sécrétoire égale en tous ses points s'accroisse en même temps qu'elle sécrète, et ce proportionnellement à la quantité de substance sécrétée. Si l'on connaît le rapport de l'accroissement de la matrice à son activité sécrétoire, *la forme de la substance sécrétée est déterminée,* mais seulement *en partie* : on pourra affirmer que le secretum aura une forme triangulaire et l'on pourra calculer la hauteur et l'aire de ce triangle en fonction de la longueur de la

matrice. Mais on ne connaîtra par la forme exacte de ce triangle, s'il est rectangle, ou isocèle, ou quelconque. Pour pouvoir la déterminer, il faut encore connaître un autre élément qui, lui, n'est pas quantitatif, mais *directionnel* : cet élément est déterminé lorsqu'on connaît la position sur la matrice du point directeur normal, défini plus haut.

4. Passons maintenant au cas plus compliqué correspondant à l'énoncé 2 : *Supposons qu'une matrice* AC *soit douée d'une activité sécrétoire qui décroisse linéairement jusqu'à zéro d'une de ses extrémités à l'autre; en même temps qu'elle sécrète, elle s'accroît proportionnellement à la quantité de substance sécrétée.*

Dans ce cas, on pourra considérer le secretum comme formé d'incréments successifs, constitués par des secteurs circulaires infiniment petits, d'arcs de longueur constante et de rayons en progression arithmétique croissante.

Comme dans le cas précédent, les incréments successifs pourront s'empiler de plusieurs façons, et ceci mène à la constitution de structures de formes extrêmement différentes, si différentes même que l'on ne se rend pas compte au premier abord qu'elles sont étroitement apparentées. Pour orienter les idées, nous en donnons un exemple dans la figure 20. On a construit empiriquement deux dessins en empilant des incréments sectoriaux successifs, d'arcs de longueur constante et de rayons ayant successivement des longueurs h, $2h$, $3h$, ..., nh. Dans le dessin I on a fait coïncider tous les point B, B_1, ..., B_n homologues; tandis que dans le dessin II, on a fait coïncider les points homologues A_1, A_2, ..., A_n, etc. La différence entre les deux dessins est considérable : le premier rappelle le profil d'une coquille de Lamellibranche dont l'ombilic serait le point B, tandis que l'autre se rapproche d'une silhouette de « corne d'abondance ».

Nous allons montrer tout d'abord que les conditions définies par l'énoncé 4 conduisent, dans tous les cas, à l'édification de formes spirales logarithmiques. Nous étudierons ensuite comment on peut en définir complètement les caractéristiques calculables.

Pour simplifier les calculs, nous étudierons d'abord le cas d'une matrice dont l'activité sécrétoire est nulle à une des extrémités; celui d'une matrice dont l'activité sécrétoire a partout une valeur positive s'en déduira aisément.

Premier cas. — *L'activité sécrétoire est nulle à une des extrémités de la matrice.*

Traduisons tout d'abord les hypothèses introduites. Considérons une matrice AC à un certain moment de son développement où elle atteint une certaine longueur L (voir fig. 21).

a) L'activité sécrétoire, maximum en A, décroît linéairement jusqu'à C, où elle est supposée nulle.

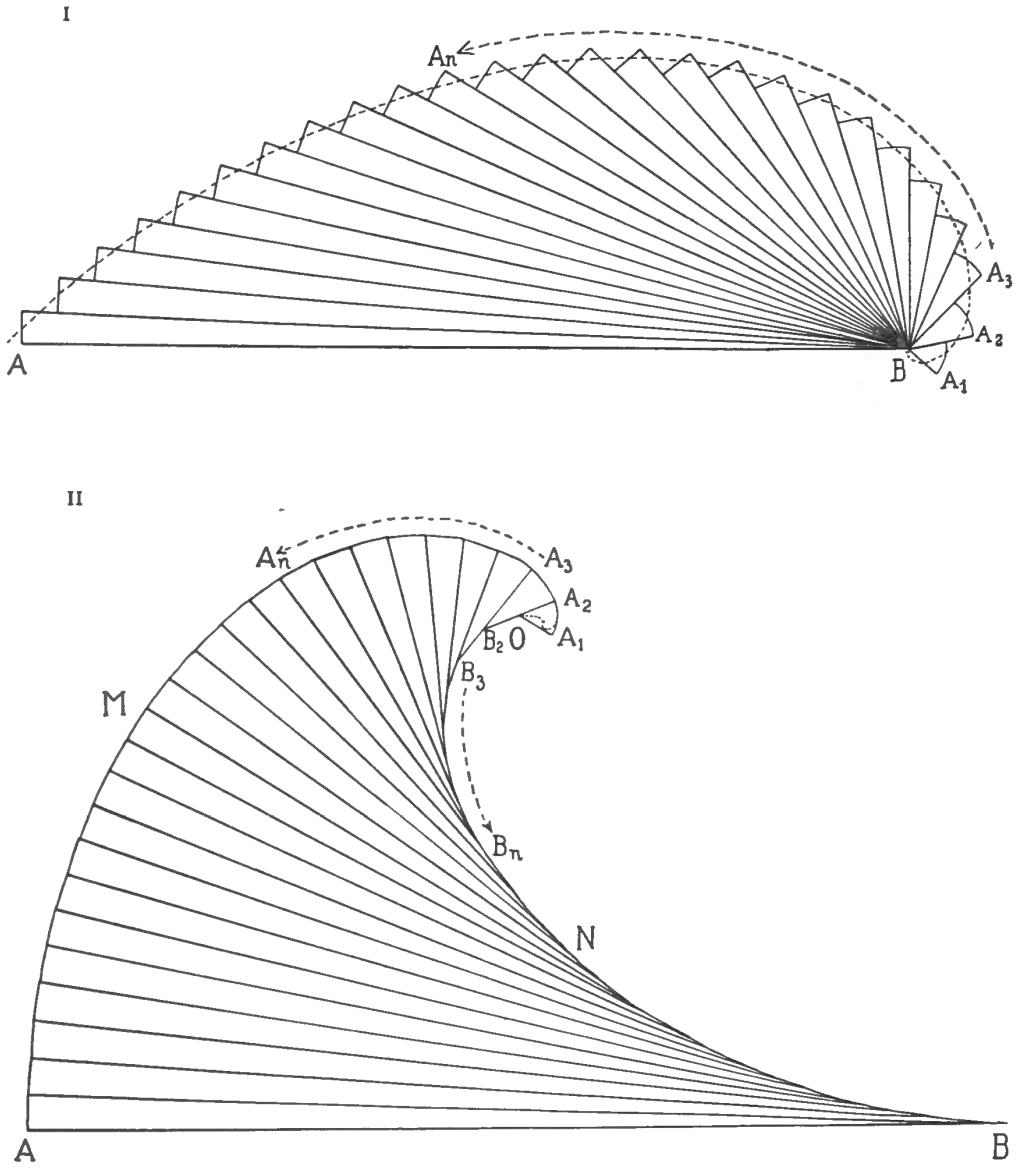

FIG. 20. — Deux édifices spiraux construits avec des incréments successifs identiques, mais disposés différemment. En I, tous les points homologues B coïncident; en II, tous les homologues A ont été disposés sur une même normale.

Si la matrice ne s'accroissait pas en longueur, la substance sécrétée par chacun de ses points se disposerait suivant des cercles de centre C. Exprimons l'activité sécrétoire en un point en mesurant la longueur de l'arc de cercle qui serait engendré par unité de temps par ce point si la matrice ne s'accroissait

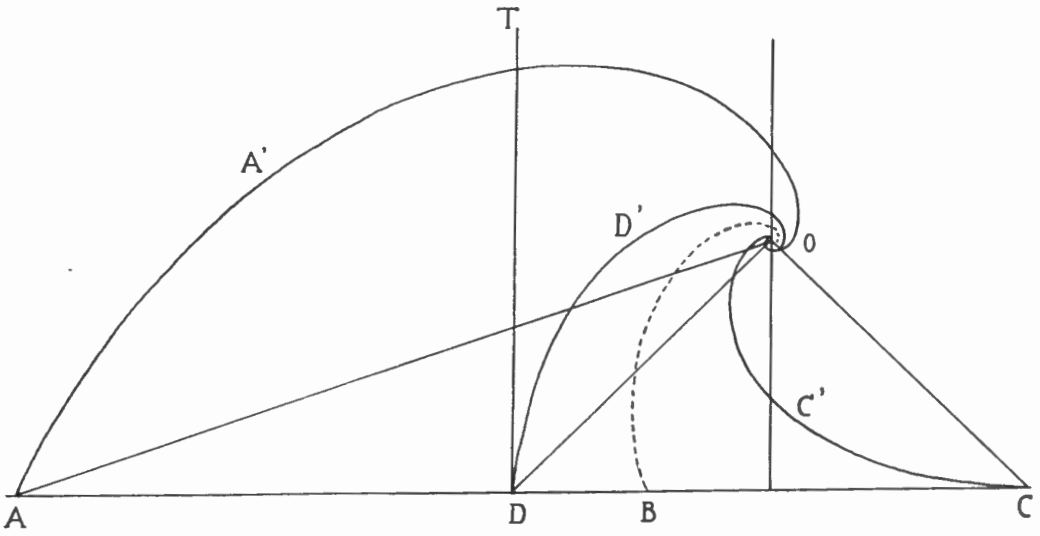

FIG. 21. — Explication dans le texte.

pas; désignons-la par le symbole σ. Si P est un point quelconque de AC, on a donc, en désignant par l_p la longueur de PC :

$$\frac{\sigma_A}{\sigma_P} = \frac{AC}{PC} = \frac{L}{l_P}. \tag{18}$$

b) L'allongement de la matrice est proportionnel à la quantité de substance sécrétée. Soit dL l'allongement de la matrice correspondant à un intervalle dt. Posons

$$\frac{dL}{dt} = r\frac{d\sigma_A}{dt}; \text{ ou bien } \frac{dL}{d\sigma_A} = r. \tag{19}$$

D'après les égalités (1), on peut écrire pour tout point quelconque P :

$$\frac{dl_P}{d\sigma_P} = r. \tag{20}$$

c) Lorsque la matrice s'accroît, on peut considérer, comme nous l'avons déjà fait, la substance sécrétée comme composée d'incréments successifs ayant la forme de secteurs circulaires, d'arcs de longueur constante et de rayons en progression arithmétique. Mais, nous l'avons vu, on peut ordonner les incré-

ments successifs de bien des manières. Supposons que les incréments se superposent de façon que ce soient les points homologues D_1, D_2, ..., D_n sécrétés par un même point D, qui se juxtaposent sans glissement latéral.

Nous nommerons ce point D le *point directeur normal de la matrice.* Définissons sa position sur AC en posant

$$\frac{AC}{DC} = \frac{L}{l_D} = k. \tag{21}$$

Il est clair que la matrice AC est constamment normale en D à la courbe formée par les points D_1, D_2, ..., D_n de la substance sécrétée et que le rayon de courbure R_D de cette courbe en D sera le segment de droite CD, de longueur l_D.

Désignons par s_D la longueur de l'arc de la courbe engendrée par le point D pendant le développement. Comme les points homologues successifs D_1, D_2, ..., D_n sécrétés par D se superposent sans glissement latéral relatif, on peut écrire

$$ds_D = d\sigma_D.$$

Or, on a, d'après l'égalité (20),

$$r\,d\sigma_D = d\,l_D,$$

et puisque

$$l_D = CD = R_D : d\,R_D = r\,ds_D;$$

$$\int d\,R_D = r \int ds_D + C.$$

En choisissant une constante d'intégration nulle (ce qui revient à placer le début du développement à un moment où la longueur de la matrice est nulle), on obtient

$$R_D = r\,s_D. \tag{22}$$

La courbe engendrée par l'activité sécrétoire du point directeur normal est donc telle que son rayon de courbure augmente proportionnellement à la longueur de l'arc.

Soient $O'x$, $O'y$ deux axes rectangulaires, et α l'angle fait par la tangente à la courbe avec $O'x$. On a

$$d\alpha = \frac{1}{r}\frac{ds}{s}; \qquad dx = \cos\alpha \cdot ds; \quad dy = \sin\alpha \cdot ds.$$

Dans les intégrations que nous donneront α, x et y, nous pouvons supposer nulles les constantes d'intégration, ce qui revient à déplacer convenablement les axes de référence.

Nous avons

$$x = \int \cos\alpha \cdot ds = r \int s \cdot \cos\alpha \, d\alpha ;$$

d'où, en intégrant par parties,

$$x = r\,s \cdot \sin\alpha - r \int \sin\alpha \, ds,$$

ou encore

$$\frac{1}{r}\,x + y = s \cdot \sin\alpha.$$

On obtient de même, en considérant la valeur de y,

$$\frac{y}{r} - x = -\,s \cdot \cos\alpha.$$

De ces deux relations, on déduit, d'une part,

$$x = r \,.\, \frac{\sin\alpha + r\cos\alpha}{1 + r^2}\, s ; \qquad y = r \,.\, \frac{r\sin\alpha - \cos\alpha}{1 + r^2}$$

et, d'autre part,

$$\operatorname{tang}\alpha = \frac{x + r\,y}{r\,x - y}.$$

Passons aux coordonnées polaires en posant $x = \rho \cos\omega$, $y = \rho \sin\omega$; nous obtenons

$$\frac{1 + r^2}{r^2}\,\rho^2 = s^2$$

et

$$\operatorname{tang}\alpha = \frac{\cos\omega + r\sin\omega}{r\cos\omega - \sin\omega} = \frac{1 + \operatorname{tang}\omega}{(r-1)\operatorname{tang}\omega}.$$

En posant $\frac{1}{r} = \operatorname{tang}\omega_0$, on obtient

$$\operatorname{tang}\alpha = \operatorname{tang}(\omega + \omega_0)$$

et, par conséquent, $\alpha = \omega + \omega'_0$, ω'_0 différant de ω_0 par un multiple de π.

Nous obtenons enfin

$$s = e^{r(\omega + \omega'_0)}.$$

En posant

$$\frac{(1 + r^2)\,a^2}{r^2} = e^{2r\omega'_0}.$$

l'équation de la courbe s'écrit

$$\rho^2 = a^2\, e^{2\omega r}.$$

Cette courbe se décompose en deux spirales logarithmiques

$$\rho_1 = a\, e^{\omega r}\,; \qquad \rho_2 = -\, a\, e^{\omega r}\,,$$

symétriques par rapport à l'origine. Nous pouvons donc nous borner à considérer la première.

Si l'on convient de prendre son point asymptote comme pôle, l'angle V de cette spirale (c'est-à-dire l'angle constant que fait en tout point de la spirale le rayon polaire avec la tangente à la courbe) aura pour valeur

$$\operatorname{tg} V = \frac{1}{r}. \tag{18}$$

Nous avons ainsi montré que *l'ensemble des points sécrétés par le point directeur normal se dispose suivant une spirale logarithmique*. Il nous reste à prouver que la substance sécrétée par chacun des autres points de la matrice se dispose suivant des spirales logarithmiques équivalentes (1).

Nous baserons notre raisonnement sur le théorème suivant, dont nous pensons inutile de donner la démonstration : « Si sur un rayon vecteur quelconque OD d'une spirale logarithmique, on construit un triangle ODA semblable à un triangle donné, le lieu du sommet A est une spirale logarithmique équivalente ».

Considérons l'édifice sécrété par la matrice AC au moment où elle a atteint une longueur L, la spirale engendrée par le point directeur normal depuis le début du développement étant OD'D (voir fig. 21). Cherchons la courbe engendrée par le point A. La droite DA, perpendiculaire en D à la tangente DT à la courbe OD'D, fait donc avec le rayon polaire OD un angle égal à $\pi + V$, qui est resté constant pendant tout le développement. D'autre part, pendant tout le développement, la longueur du segment DA est restée proportionnelle au segment DC, puisque $DA = DC(k - l)$. Enfin, OD est toujours proportionnel également à ce segment DC, car dans une spirale logarithmique la longueur du rayon polaire en un point est proportionnelle à celle du rayon de courbure ($\rho = R \sin V$). Donc le triangle OAD reste toujours semblable à lui-même pendant tout le développement et la courbe OA'A est une spirale logarithmique équivalente à OD'D. On peut raisonner de même pour tous les autres points de la matrice, et le théorème est démontré. On remarquera que la courbe OC'C engendrée par le déplacement du point C, c'est-à-dire par le point où l'activité sécrétoire est nulle, est la développée de la spirale engendrée par le point directeur normal, et qu'elle est constamment tangente à la matrice.

---

(1) Deux spirales logarithmiques seront dites équivalentes lorsqu'elles auront même angle, même signe et même point asymptote.

Deuxième cas. — *L'activité sécrétoire n'est pas nulle à une des extrémités de la matrice.*

Soit une matrice AB (fig. 21), telle que le rapport des activités sécrétoires σ_A et σ_B en A et B soit égal à q. Nommons λ la longueur de AB à un certain moment du développement.

Si la matrice ne s'accroissait pas en longueur, la substance sécrétée par chacun de ses points se disposerait suivant des cercles de centre C. Le point C se trouve situé sur la droite AB prolongée et sa position y est définie par la relation suivante, dans laquelle on désigne par L la longueur de AC :

$$L = \lambda \frac{q}{q-1}. \tag{24}$$

Nommons t le rapport de l'activité sécrétoire en A à l'accroissement en longueur de la matrice; on a donc

$$t = \frac{d\sigma_A}{d\lambda}. \tag{25}$$

Posons

$$r = t.\frac{q-1}{q}. \tag{26}$$

Nous obtenons

$$r = \frac{d\sigma_A}{dL}. \tag{27}$$

L représente la longueur d'une matrice dont l'activité sécrétoire diminuerait linéairement jusqu'à zéro de A à C, et dont le rapport activité sécrétoire-accroissement serait égal à r. On peut étudier les propriétés de cette matrice hypothétique de la manière indiquée plus haut, puisqu'il s'agit du cas d'une matrice dont l'activité sécrétoire est nulle à une des extrémités. Cependant, la matrice AB peut être considérée comme une région localisée de la matrice AC. Comme nos raisonnements sont également valables pour tous les points de AC, ils le sont aussi pour AB. Pour les calculs, il suffit de remplacer, dans toutes les équations du paragraphe précédent, le symbole L par l'expression équivalente définie par la relation (24), et r par l'expression définie par la relation (26).

DISCUSSION.

A. — Une remarque importante doit être faite ici.

On pourrait croire au premier abord que la longueur des arcs de spirale décrits par les différents points de la matrice est proportionnelle aux activités sécrétoires de ces points. Réciproquement, on serait tenté d'évaluer l'activité sécrétoire des points de la matrice en mesurant la longueur respective des arcs de spirale décrits par ces points entre deux positions successives de la matrice.

En fait, cette conclusion serait entièrement erronée. On peut s'en rendre compte tout de suite en revoyant l'exemple de la figure 20, II. Les deux arcs de spirale OMA et ONB y sont de longueur égale; tous les arcs décrits par les points compris entre A et B sont *plus courts* (1); et cependant, il résulte du mode de construction de cette figure que l'activité sécrétoire décroît linéairement de A jusqu'à B, point où elle est nulle.

Ce fait est franchement paradoxal et il mérite qu'on y insiste. On peut le comprendre en se représentant que les incréments successifs glissent en quelque sorte les uns sur les autres, dans des proportions variables suivant les régions, sauf, bien entendu, au niveau du point directeur normal. De ce fait, le trajet accompli par un point de la matrice lors du développement est fonction, non seulement de la quantité de matière sécrétée par lui, mais encore de l'importance de ce mouvement de glissement.

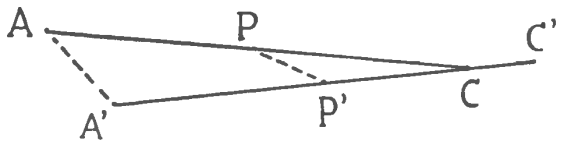

FIG. 22. — Explication dans le texte.

Soient, par exemple, AC une position de la matrice, A'C' une position ultérieure, P un point de AC, P' le point correspondant de A'C' (fig. 22). Désignant par σ_A, σ_P les activités sécrétoires en A et P, on a, par hypothèse,

$$\frac{\sigma_A}{\sigma_P} = \frac{AC}{CP}.$$

D'autre part,

$$\frac{AC}{A'C'} = \frac{PC}{P'C'}.$$

Dès lors, on serait tenté d'écrire

$$\frac{AA'}{PP'} = \frac{AC}{AP} \text{ et } \frac{AA'}{PP'} = \frac{\sigma_A}{\sigma_P}.$$

En fait, cette conclusion ne peut être exacte que dans le cas où le point C' coïncide avec le point C. Mais chaque fois que le point directeur normal sera en dehors du point C, le point C' ne coïncidera pas avec C et la relation ci-dessus ne sera pas vérifiée. D'où la conclusion énoncée en tête de ce chapitre.

---

(1) On verra plus loin comment on peut calculer la longueur de ces arcs. Dans l'exemple de la figure 2, II, l'angle V des spirales est égal à 45° (tg V = 1) et la valeur du coefficient *k* est égale à l'unité.

Une démonstration plus rigoureuse sera donnée plus loin, par le calcul de la longueur des arcs.

C'est à cause du fait auquel nous venons de faire allusion que nous avons donné de l'activité sécrétoire une définition (p. 47) qui peut ne pas paraître très naturelle au premier abord: En réalité, l'activité sécrétoire d'un territoire de la matrice devrait être mesurée par le volume ou le poids de la matière sécrétée par unité de temps. Si l'on envisage seulement des figures planes, c'est-à-dire en somme des coupes dans la matrice, on peut mesurer l'activité d'un élément de longueur de la matrice et des éléments de surface du secretum; il est beaucoup plus commode d'envisager des points de la matrice et des longueurs de substance sécrétée. C'est pourquoi nous avons proposé la définition de la page 47. Pour que cette définition soit légitime, nous avons dû adopter une convention dont la nécessité apparaît maintenant.

B. — L'angle V, commun à toutes les spirales logarithmiques engendrées par l'ensemble des points de la matrice, *dépend uniquement de la valeur du paramètre* r *et est donc indépendant de la position du point directeur normal.* En d'autres termes, quel que soit le mode d'empilement des incréments successifs lors de la croissance, les spirales individuellement engendrées par chaque point de la matrice auront le même angle.

C. — Ce qui variera lorsque le mode d'empilement changera, ou, si l'on veut, suivant la position du point directeur normal sur la matrice, c'est la longueur relative des différentes spirales de même angle sécrétées par les divers points de la matrice (voir, par exemple, la fig. 20). Dès que l'on connaît la valeur de k, on peut soumettre le problème au calcul, de la façon suivante :

Considérons l'ensemble du produit sécrété par une matrice ADC au moment où elle a atteint une longueur L, le point directeur normal de la matrice étant D (voir fig. 23). Utilisons les mêmes notations que celles qui ont été proposées dans les lignes qui précèdent. La figure obtenue affecte la forme d'une sorte de triangle dont un des côtés, AC, est rectiligne, et dont les deux autres sont curvilignes, OA'A, OC'C, et formés de spirales logarithmiques de même angle V et de même pôle O. La droite AC étant donnée, il suffit de connaître l'angle V et la position du point O dans le plan pour que les côtés OA'A, OC'C soient déterminés; car, par un point d'un plan ne peut passer qu'une spirale logarithmique de pôle et d'angle donnés. Or, la position du point O est définie par les relations

$$CD = \frac{L}{k}; \qquad \widehat{CDO} = \frac{\pi}{2} - V; \qquad DO = \frac{L}{k} \sin V. \tag{28}$$

Le triangle CDO est donc un triangle rectangle dont l'hypothénuse est CD et dont l'angle en C est égal à V.

Par conséquent, lorsque le point directeur se déplace sur AC, ou bien, si l'on veut, lorsque le paramètre k varie, le sommet O, pôle commun des deux spirales, se déplace le long d'une droite O'C formant avec la matrice un angle égal à V au point C, où l'activité sécrétoire de la matière est nulle. Corrélativement, le « triangle » OA'ACC' se déforme. Si, par exemple, le point directeur, au lieu d'être en D, est en D_1, la figure devient $O_1A'_1ACC'_1$.

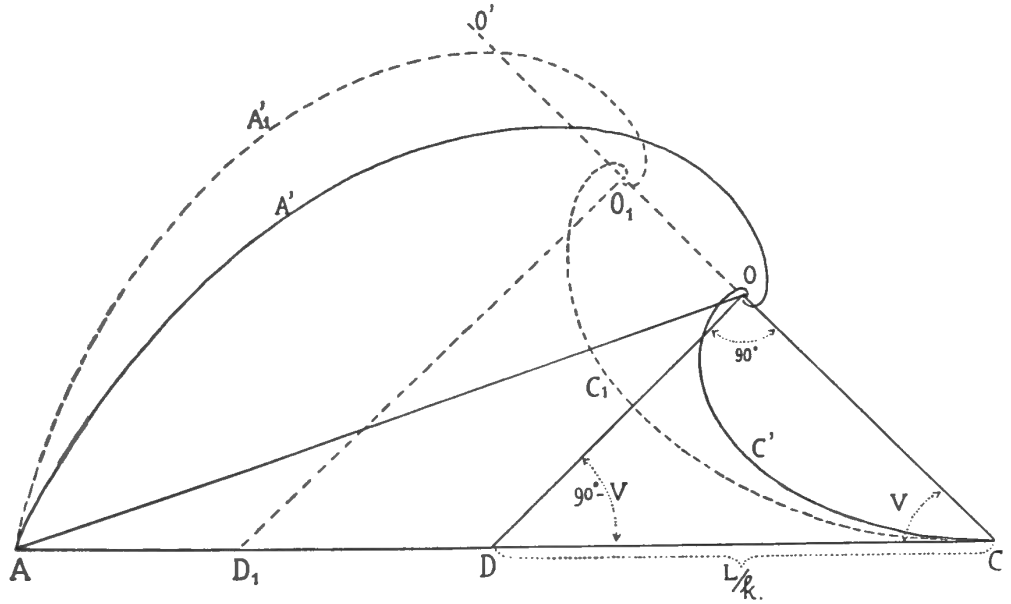

FIG. 23. — Éléments du calcul d'un édifice spiral logarithmique plan.

Par conséquent, si l'on connaît seulement la loi de décroissance de l'activité sécrétoire le long de la matrice et le rapport de son accroissement en longueur à son activité sécrétoire, la forme de la substance sécrétée est déterminée, mais seulement en partie : on pourra dire que la figure dessinée sera formée de deux arcs de spirales de même point asymptote et de même angle, dont les extrémités s'appuient sur les extrémités de la matrice; on pourra calculer l'angle V de ces spirales; on pourra affirmer que le pôle commun de ces deux spirales est situé sur une droite faisant avec la matrice un angle égal à V au point où son activité sécrétoire est nulle; on pourra même, comme on le verra, calculer l'aire de cette figure. *Mais sa forme ne sera entièrement déterminée que si l'on connaît un troisième élément, qui, lui,est directionnel. Cet élément peut être caractérisé en déterminant la position sur la matrice du point directeur normal.*

D. — On peut calculer aisément les longueurs respectives des deux spirales OA'A et OC'C. On sait que la longueur d'un arc de spirale logarithmique mesurée depuis le pôle jusqu'à un point est égale au rayon vecteur en ce point multiplié par l'inverse du cosinus de l'angle V de la spirale.

Pour la spirale OC'C, on a

$$s_C = \frac{\overline{OC}}{\cos V}; \quad \text{d'où} \quad s_C = \frac{L}{k}.$$

Pour la spirale OA'A, on a, d'autre part,

$$s_A = \frac{\overline{OA}}{\cos V}; \quad \text{d'où} \quad s_A = \frac{\sqrt{\overline{OC}^2 + L^2 - 2L \cdot \cos V \cdot \overline{OC}}}{\cos V}$$

et donc

$$s_A = L\sqrt{\left(\frac{k-1}{k}\right)^2 + \operatorname{tg}^2 V}.$$

On voit que la longueur de la première croît quand le point directeur normal s'éloigne du point C, tandis que celle de l'autre décroît.

On peut, de même, calculer la longueur de l'arc sécrété par un point quelconque P de la matrice. Soit p la valeur du rapport $\frac{AC}{PC}$.

En raisonnant comme plus haut, on trouve

$$s_P = \frac{L}{p}\sqrt{\frac{(k-p)^2}{k} + \operatorname{tg}^2 V}.$$

On remarquera que p est précisément la valeur du rapport des activités sécrétoires en A et en P, puisque

$$\frac{\sigma_A}{\sigma_P} = \frac{AC}{PC} = p.$$

Si l'on calcule la valeur du rapport des arcs s_A et s_P, on constate immédiatement qu'elle n'est pas égale à p : sa valeur est fonction, non seulement de p, mais encore de k et de V. C'est la démonstration du fait paradoxal que nous avons déjà signalé, à savoir que la longueur des arcs engendrés par deux points de la matrice n'est pas proportionnelle à l'activité sécrétoire relative de ces points (1).

E. — Pour terminer, faisons remarquer que l'aire comprise entre les deux spirales et la matrice AC garde une valeur constante, quelle que soit la valeur

(1) Sauf dans le cas particulier où le point directeur D coïncide avec le point C de la matrice où l'activité sécrétoire est nulle.

de k. Ceci est évident, lorsqu'on se rappelle que faire varier la valeur de k consiste seulement à changer le mode de disposition d'incréments de valeur identique. On peut donc énoncer le théorème suivant : Si par chaque point d'une droite indéfinie O'C faisant avec une droite AC, de longueur L, un angle V, on construit deux spirales OA, OC, de pôle O et d'angle V, l'aire comprise entre les deux spirales et la droite AB est constante.

L'expression de la valeur de cette aire est remarquablement simple :

$$S = \frac{1}{4} L^2 \operatorname{tg} V.$$

On la trouve facilement de la façon suivante. On a vu plus haut que le produit de sécrétion d'une matrice AC répondant aux conditions de l'énoncé A se dispose suivant un triangle. Si la matrice, en un temps dt, s'allonge d'une quantité dL pendant qu'un de ses points — par exemple A — sécrète une quantité de substance représentant une longueur ds, l'aire du triangle, au moment où la matrice a atteint une longueur L, est égale à

$$S = \frac{L^2}{2} \cdot \frac{ds}{dL}.$$

Mais si son activité sécrétoire, au lieu d'être égale partout, décroît linéairement de A en C (conditions de l'énoncé B), il est clair que la quantité totale de substance sécrétée pendant le temps dt sera égale à la moitié de celle qui a été sécrétée dans l'autre cas, à condition seulement que l'activité du point A soit identique dans les deux cas. Or, nous avons vu que le rapport $\frac{ds_A}{dL}$ dans les conditions de l'énoncé D définit la valeur de l'angle V des spirales logarithmiques engendrées : $\frac{ds_A}{dL} = \operatorname{tg} V$. D'où l'on déduit immédiatement l'expression indiquée plus haut.

2. GENÈSE DES SPIRALES GAUCHES ET DES SURFACES SPIRALES.

Dans ce qui précède, nous n'avons envisagé que le cas simplifié de la sécrétion dans un plan. Or, s'il existe en Biologie des formations uniquement composées de spirales logarithmiques planes, comme, par exemple, les opercules cornés des Gastéropodes, elles sont très rares. C'est par abus que tous les auteurs ont raisonné sur des formations comme les coquilles de *Planorbis* ou de *Nautilus*, ou encore sur les cornes des Rhinocéros, comme si elles étaient des spirales logarithmiques planes; en réalité, leur surface peut être considérée comme un ensemble de spirales logarithmiques dont l'une est plane — celle qui passe par le plan médian — et dont toutes les autres sont gauches, à torsion dextre ou senestre, suivant que l'on est à gauche ou à droite du plan médian. Pour plus

de facilité, et par analogie avec l'espèce bien connue *Planorbis*, qui est typiquement construite de cette façon, nous appellerons des édifices ainsi constitués des formes *planorbes*. Parmi les Lamellibranches, une espèce est une forme planorbe parfaite, c'est *Pecten*, que nous avons souvent pris pour exemple. Quoiqu'elle n'ait au premier abord aucune ressemblance avec une coquille de Planorbe, ses valves sont géométriquement constituées de façon très voisine : une spirale médiane plane, des spirales latérales gauches, le tout disposé de façon absolument symétrique. Une théorie complète de la mécanique du développement des formes planorbes doit rendre compte non seulement de la genèse de la spirale plane, mais encore de celle des spirales gauches qui entrent dans leur constitution; aucune tentative n'a été faite jusqu'ici dans ce sens.

D'autre part, on trouve de nombreuses formes sur la surface desquelles on ne peut inscrire *que* des spirales gauches; nous les appellerons des formes *turbinées*, qui s'enroulent en tire-bouchon, comme les *Turbo*. Chez les Lamellibranches, une espèce est une forme turbinée typique. C'est le célèbre *Isocardia cor*. HUXLEY est le seul, à notre connaissance, qui ait tenté d'expliquer la genèse des formes turbinées; sa théorie, cependant, est passible de graves objections, comme nous allons le voir.

Enfin, intermédiaires en quelque sorte entre les formes planorbes et les formes turbinées, nous avons des formes qui renferment une spirale plane, mais disposée de façon asymétrique. C'est le cas de presque tous les Lamellibranches. Il nous paraît commode de les désigner sous le terme général de formes « semi-turbinées ».

La conception de HUXLEY peut être exposée en quelques mots, en l'illustrant par les schémas suivants (fig. 24) que nous extrayons de son livre « Problems of Relative Growth ».

Les figures (*a*) et (*b*) représentent les projections des bords en croissance du manteau d'un mollusque, les figures (*c*) et (*d*) les élévations correspondantes; en ordonnées, les « intensités de croissance », en abscisses, les distances le long de l'ouverture de la coquille.

En (*a*) et (*c*) est schématisée la disposition de gradients produisant une spirale logarithmique plane : un centre de croissance maximum en A, de croissance minimum en C. Les gradients de croissance entre A et C sont identiques des deux côtés du manteau, vers B et vers D.

En (*b*) et (*d*), disposition de gradients produisant, suivant HUXLEY, une spirale turbinée. Le gradient ABC est différent du gradient ADC. Outre le rapport de croissance « principal » $\frac{AP}{CS}$ (le seul qui existait dans le cas précédent) existe un rapport de croissance « secondaire » $\frac{BQ}{DR}$. « Tandis que la valeur du rapport de croissance principal ou médian détermine la valeur de la courbure de la

spirale principale, écrit Huxley, celui du rapport secondaire ou latéral détermine le degré de distorsion de cette spirale, la proportion dans laquelle elle est détournée de son plan fondamental ».

La théorie présentée par Huxley sur la genèse d'une spirale biologique plane est incomplète, ainsi qu'on pourra le constater en revoyant les lignes précédentes,

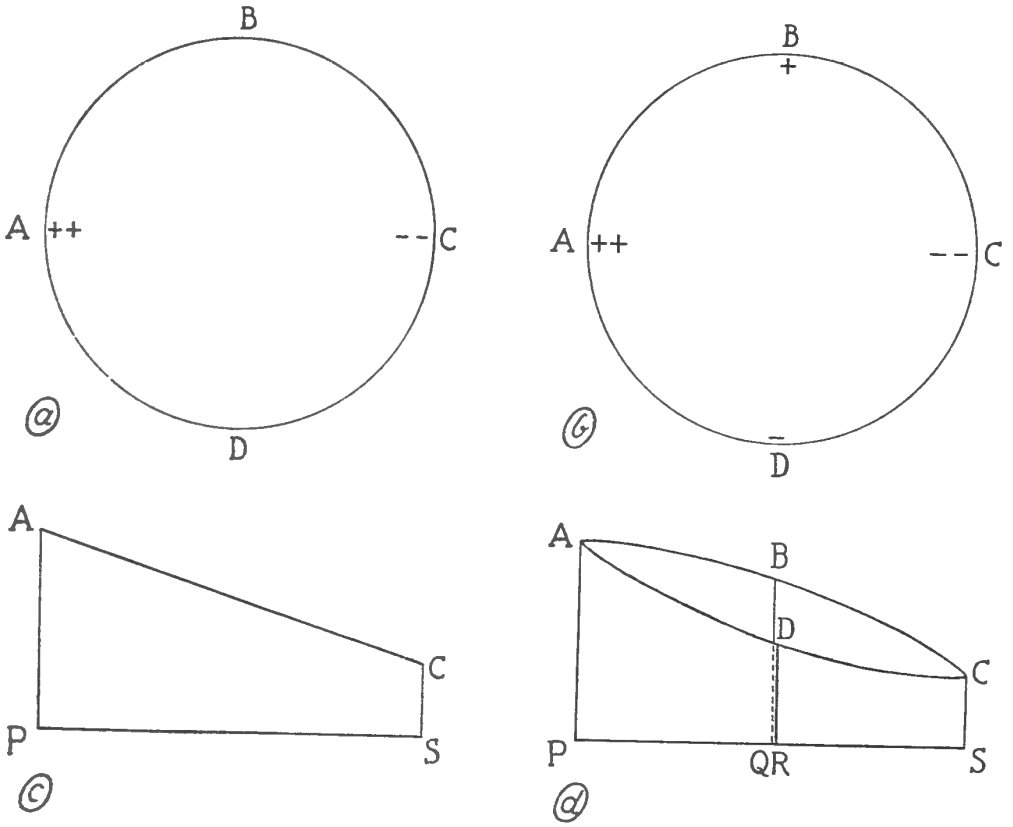

Fig 24. — Disposition des forces engendrant un édifice spiral logarithmique plan (en *a* et *c*) et un édifice turbiné (en *b* et *d*), d'après Huxley.

mais elle ne renferme pas d'inexactitudes graves; en revanche, et bien qu'elles paraissent séduisantes au premier abord, ses hypothèses sur la genèse des spirales gauches sont entachées d'erreur. En effet, un système tel que celui représenté en (*b*) et (*d*) conduit non pas à l'édification d'une spirale gauche, mais bien à celle d'une spirale plane. Ce fait n'est pas immédiatement évident; aussi devons-nous au lecteur quelques explications.

Reprenons, en l'approfondissant, l'étude de systèmes tels que ceux de la figure 24.

Et tout d'abord, la combinaison de forces représentées en (*a*) et (*c*), où n'existe, d'après HUXLEY, qu'un seul gradient « principal » AC.

Au lieu de représenter graphiquement les activités de croissance seulement le long de la ligne médiane AC, comme dans le schéma de HUXLEY, cherchons-en une représentation pour tous les points de la « matrice » sécrétante. Nous aboutissons ainsi au schéma de la figure 25, suffisamment parlant pour qu'il ne soit pas besoin d'y insister longuement. On voit qu'on peut considérer la matrice comme le siège d'un « *champ* » d'activité sécrétrice, dont les *équipotentielles* (NM, BD, PQ, etc.) sont toutes parallèles entre elles, et dont les *lignes de force* (NP,AC,MQ, etc.) sont donc aussi parallèles entre elles. Le long d'une ligne de force quelconque (telle que AC, par exemple), l'activité sécrétrice décroît linéairement avec la distance, pour devenir nulle en O. L'équipotentielle

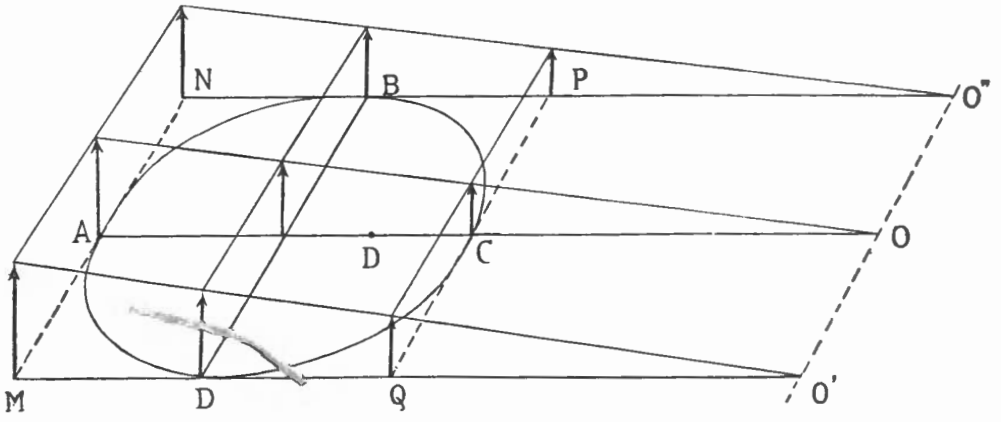

FIG. 25. — Développement de l'hypothèse de Huxley : cas de l'existence d'un seul gradient de forces.

correspondant à l'activité zéro est l'axe O'O". Si l'on porte en élévation, en vecteurs, les valeurs des activités sécrétoires correspondant à l'ensemble des points de la matrice, les extrémités de ces vecteurs se trouvent dans un plan qui coupe le plan de la matrice suivant la droite O'O" prolongée.

Supposons tout d'abord que la matrice sécrète du calcaire sans s'accroître elle-même. Un raisonnement très simple, calqué sur la démonstration que nous avons faite antérieurement, montre que la substance sécrétée par n'importe quel point de la matrice se disposera suivant un cercle dont le centre est situé à l'intersection de l'équipotentielle zéro avec la ligne de force passant par ce point. Ainsi, la substance sécrétée par A se disposera selon un cercle de centre O et de rayon AO; la substance sécrétée par C suivant un cercle de centre O et de rayon OC; la substance sécrétée par D suivant un cercle de centre O' et de rayon O'D et ainsi de suite. L'ensemble sécrété par la matrice entière supposée pleine sera donc un solide de révolution d'axe O'O"; dans le cas figuré, où la matrice est circulaire, ce sera donc un tore.

Si la matrice, en même temps qu'elle sécrète, s'accroît elle-même dans ses dimensions transversales, proportionnellement à la quantité de substance sécrétée, le volume engendré sera limité par une surface spirale logarithmique d'axe O'O''; nous reviendrons plus loin sur les détails de cette démonstration.

Passons maintenant à l'étude du deuxième cas étudié par HUXLEY, celui où le gradient « principal » AC est accompagné d'un gradient « secondaire » BD.

De même que nous l'avons fait tout à l'heure, cherchons à représenter les valeurs des activités sécrétoires par l'ensemble des points de la matrice (fig. 26). Entre A et C, l'activité sécrétoire diminue linéairement; soit O_1 le point du

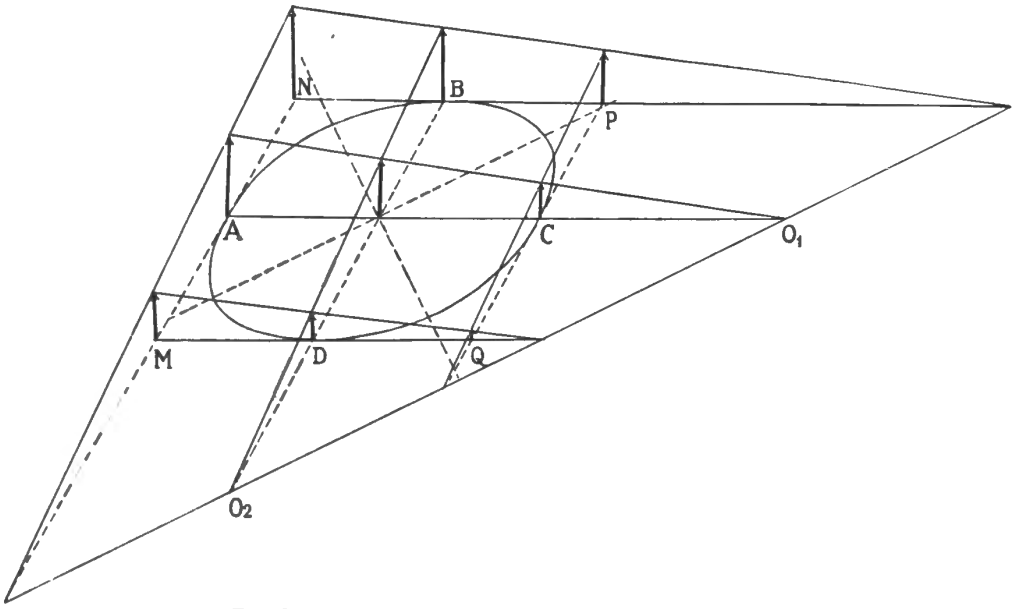

FIG. 26. — Développement de l'hypothèse de Huxley : cas de l'existence de deux gradients de forces.

plan de la matrice situé dans le prolongement de AC où l'activité sécrétoire est nulle. Entre les points B et D, l'activité sécrétoire décroît aussi linéairement; soit O_2 le point situé dans le plan de la matrice sur le prolongement de BD, où l'activité sécrétoire est nulle. Je dis que la droite indéfinie O_1O_2 est l'équipotentielle zéro du système. Portons en élévation, en vecteurs, les valeurs des activités sécrétoires. Les extrémités des vecteurs correspondant aux points A, C, B, D définissent un plan qui coupe le plan de la matrice suivant une droite passant par O_1O_2; puisque l'activité sécrétoire décroît linéairement sur toute droite de la matrice parallèle à AC et aussi sur toute droite parallèle à BD, tous les points de O_1O_2 doivent forcément être des points d'activité sécrétoire nulle. Pour la même raison, toutes les équipotentielles seront des parallèles à O_1O_2 et toutes les lignes de force du champ d'activité lui seront perpendiculaires.

*

Supposons que la matrice sécrète sans s'accroître elle-même. Comme dans le cas précédent, la substance sécrétée par n'importe quel point de la matrice se disposera suivant un cercle dont le centre est situé à l'intersection de l'équipotentielle nulle avec la ligne de force passant par ce point. Pour l'ensemble de la matrice, la substance sécrétée sera donc un solide de révolution d'axe O_1O_2. *Par conséquent, l'introduction d'un « gradient secondaire » ne change rien à la forme de la substance sécrétée; elle modifie seulement son orientation.* Dans le cas figuré, où la matrice est circulaire, le volume engendré sera toujours un tore; seulement son axe de révolution ne sera plus O'O'' parallèle à AD, mais O_1O_2 formant avec BD un certain angle, variable suivant la valeur du « gradient secondaire ». Jamais on n'obtiendra un hélicoïde. Si la matrice, en même temps qu'elle sécrète, s'accroît dans ses dimensions transversales, on obtiendra un volume limité par une surface spirale logarithmique absolument de forme analogue à celui que l'on obtiendrait s'il n'y avait seulement qu'un « gradient principal », mais orienté différemment. Jamais on n'obtiendra une forme turbinée.

Nous allons voir comment on peut résoudre le problème de la genèse des spirales logarithmiques gauches dans les objets biologiques. L'explication n'est pas différente dans le cas d'objets composés à la fois de spirales planes et de spirales gauches, et dans celui des objets qui ne comprennent que des spirales gauches. Cependant, nous nous ferons mieux comprendre en étudiant le premier cas.

Supposons une matrice qui soit le siège d'un champ d'activité sécrétoire dont les équipotentielles sont parallèles entre elles et dont les lignes de force sont donc aussi parallèles entre elles; disposition que nous appellerons désormais, pour plus de simplicité, *champ isogonal.*

A. — Si la matrice ne s'accroissait pas en même temps qu'elle sécrète, la substance sécrétée par la matrice serait, comme nous l'avons dit, un solide de révolution autour d'un axe constitué par l'équipotentielle zéro. Considérons des intervalles de temps suffisamment petits. Chacun des incréments successifs sécrétés lors de la croissance sera identique au précédent. Il se disposera sur celui qui le précède de telle façon que tous les points homologues se superposent constamment. Ainsi, les points A', A'', A''', ..., sécrétés par le point A, se superposent exactement les uns aux autres; et de même pour tous les autres points de la matrice. En termes plus rigoureux, la courbe décrite par la substance sécrétée par un point sera constamment normale à la matrice en ce point — et ceci sera valable pour tous les points de la matrice, sans exception.

B. — Supposons maintenant que la matrice, en même temps qu'elle sécrète, s'accroisse dans toutes les dimensions, de façon à rester constamment semblable à elle-même. Cette fois, les incréments successifs ne pourront plus se superposer de façon que tous les points homologues coïncident. On peut faire coïn-

cider, par exemple, les points D′, D″, D‴, issus du point D; mais tous les autres points sécrétés seront forcément décalés latéralement par rapport au point de la matrice qui les sécrète. Seule donc la courbe décrite par la substance sécrétée par *un seul* point sera constamment normale à la matrice. Nous reconnaissons dans ce point privilégié *le point directeur normal de la matrice.* Si les accroissements de la matrice sont proportionnels à la quantité de substance sécrétée par le point directeur normal, la courbe décrite par la substance sécrétée par ce point sera une spirale logarithmique plane; nous avons démontré ce point précédemment et nous n'y reviendrons pas.

Envisageons maintenant tous *les points de la matrice situés sur la ligne de force* OD *correspondant au point directeur normal.* Il est clair que la substance sécrétée par n'importe quel point de cette ligne, que nous appellerons la *ligne de force principale,* se disposera selon une courbe qui ne sera plus normale à la matrice, mais qui sera toujours contenue dans le plan de la spirale précédente; car, avec l'agrandissement de la matrice, ces points s'éloignent progressivement du point D, mais toujours en suivant la direction OD. Ce seront donc des courbes planes; ce seront aussi des spirales logarithmiques de même angle et de même point asymptote que la spirale logarithmique normale; la démonstration du chapitre premier leur est en effet applicable.

Envisageons maintenant le cas des points situés *en dehors de la ligne de force principale* et cherchons les courbes que décrira la substance sécrétée par eux. Avec l'agrandissement de la matrice, les points homologues vont être décalés constamment vers les côtés.

Considérons la matrice à différents états de sa croissance. Pour plus de facilité, nous avons représenté trois états successifs I, II, III de la matrice, en les ramenant dans un même plan, de façon à faire coïncider les points directeurs normaux et les lignes de force principales, celles-ci étant situées dans l'axe $y'y$ (fig. 27). Cette façon de faire équivaut à supposer la matrice fixe dans l'espace et la substance sécrétée s'en dégageant progressivement; plus précisément, c'est le *point directeur* qui *est supposé fixe, placé à l'origine des coordonnées,* tandis que la matrice, en s'accroissant dans ses dimensions transversales, s'étend progressivement dans le plan des xy. Dans cette représentation, les états successifs de la matrice dessinent des figures homothétiques dont le centre d'homothétie est le point directeur normal. Considérons un point quelconque T de la matrice situé en dehors de la ligne de force principale ADB. Au cours de la croissance de la matrice, ce point prend successivement les positions T_1, T_2, T_3, ..., qui sont évidemment situées sur une même droite passant par D.

Ce mouvement peut être résolu en deux composantes, suivant les axes $x'x$ et yy', telles que les coordonnées du point T satisfont constamment à la relation $y = kx$, k étant une constante.

La matrice, en même temps qu'elle s'accroît, sécrète. Cherchons quelle est la courbe décrite par la substance sécrétée par le point T.

Dans ce but, montrons tout d'abord que le point R, projection de T sur l'axe yy', engendre une spirale logarithmique plane. La courbe sera plane, puisque ce point est sur la ligne de force directrice, et sera donc comprise dans

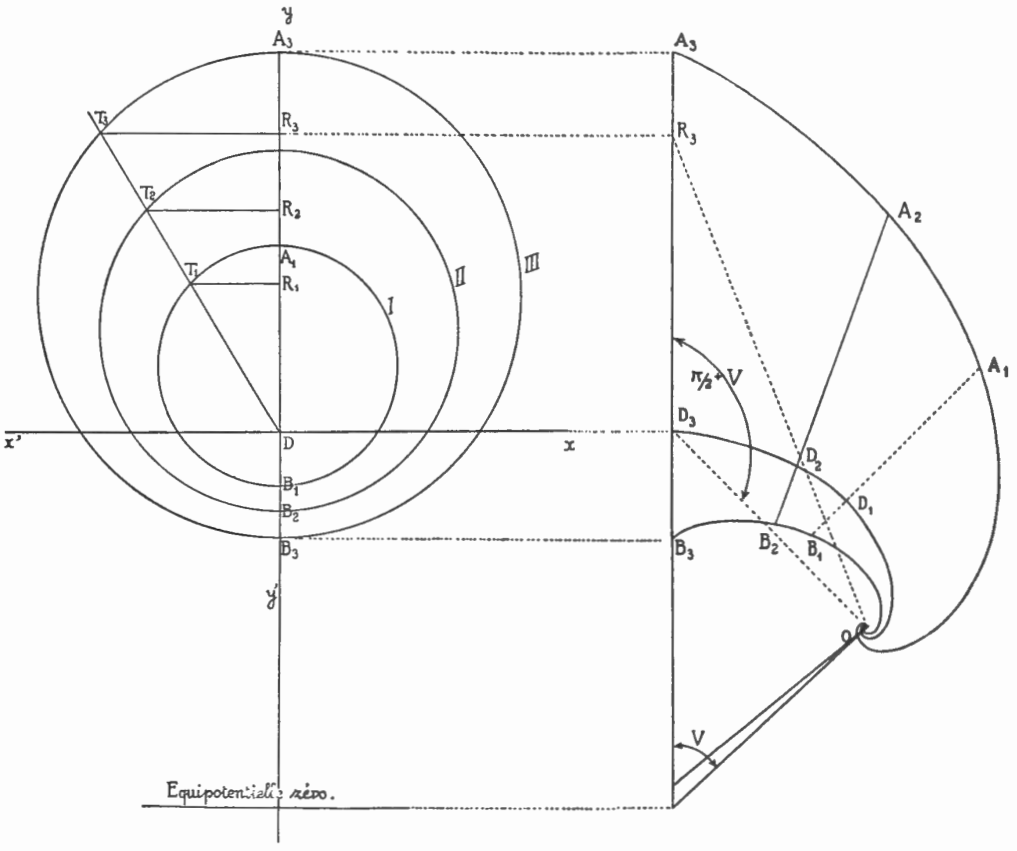

FIG. 27. — Genèse d'un édifice spiral logarithmique comportant des spirales planes et des spirales gauches. Explication dans le texte.

le plan xz. Nous savons déjà que, dans ce plan, le point directeur engendre une spirale logarithmique. Soient O le pôle de cette spirale et V son angle. Rappelons, d'autre part, le théorème suivant, dont nous avons fait déjà usage antérieurement : « Si, sur un rayon vecteur OD d'une spirale logarithmique, on construit un triangle ODR semblable à un triangle donné, le lieu du sommet R est une spirale logarithmique de même angle et de même pôle ». Or, le triangle ODR reste toujours semblable à lui-même pendant tout le développement. En effet, ses côtés DR et RO s'accroissent proportionnellement, car l'accroissement

de la matrice — et donc celui de DR — est proportionnel à la quantité de substance sécrétée; celle-ci peut être mesurée, comme nous l'avons montré ailleurs, par la longueur de l'arc OD engendré par le point directeur normal, et la longueur s de cet arc de spirale logarithmique est proportionnelle à celle du rayon vecteur OD (exactement, $OD = s \cos V$). Et, d'autre part, l'angle ODR compris entre les deux côtés proportionnels est constant et égal à $\frac{\pi}{2} + V$. Par conséquent, le point R engendre une spirale logarithmique plane d'angle V et de pôle O.

Quant au point T, on observera que sa distance au point R augmente proportionnellement à la longueur de RD et, par conséquent, à celle de RO. La courbe engendrée par T est donc telle que sa projection sur un plan soit une spirale logarithmique plane et que sa distance à ce plan augmente proportionnellement au rayon polaire de cette spirale. On sait qu'une telle courbe est une spirale logarithmique gauche, ou hélice cylindro-conique.

Tous les points d'une matrice situés sur la ligne de force passant par le point directeur normal engendrent donc des spirales logarithmiques planes; tous les points situés en dehors de cette ligne engendrent des spirales gauches.

Dès que l'on connaît : 1° la disposition du champ d'activité sécrétoire de la matrice; 2° le rapport de ses accroissements transversaux aux quantités de substance sécrétées par elle, et 3° la position du point directeur normal, toutes les spirales engendrées par la matrice sont entièrement déterminées.

La démonstration géométrique de ce fait est aisée. Une spirale logarithmique gauche peut être considérée comme la courbe d'intersection d'un cylindre droit dont une section droite est une spirale logarithmique plane, et d'un cône de révolution ayant pour sommet le point asymptote de la spirale plane et pour axe une parallèle aux génératrices du cylindre. Elle peut donc être définie entièrement par son point asymptote, son axe (c'est l'axe du cône de révolution), l'angle de la spirale plane et l'un de ses points.

Reprenons la matrice étudiée dans la figure 27 et considérons l'édifice sécrété par elle au moment où elle a acquis un certain développement, en atteignant l'état III.

Connaissant la disposition du champ d'activité sécrétoire et le point directeur normal, nous pouvons déterminer la position de la ligne de force principale par rapport à la matrice : c'est en effet la perpendiculaire abaissée du point directeur sur l'équipotentielle zéro ([1]). Nous pouvons déjà affirmer que tous les points situés sur cette ligne de force principale ont engendré des spirales logarithmiques planes contenues dans un plan perpendiculaire à celui de la matrice,

---

([1]) Si le point directeur est situé lui-même sur l'équipotentielle zéro, c'est la perpendiculaire élevée en ce point sur l'équipotentielle.

plan dont la trace sur la matrice est la ligne de force principale. Connaissant, d'autre part, le rapport des accroissements transversaux de la matrice aux quantités de substance sécrétées par elle, nous pouvons déterminer à la fois l'angle commun V de ces spirales planes et la position de leur point asymptote commun. Si r est la valeur de ce rapport, on a, ainsi que nous l'avons démontré antérieurement : $\text{tg } V = \frac{1}{r}$. Quant au point asymptote O, il se trouve à l'intersection des deux droites suivantes : l'une faisant au point directeur normal un angle égal à $\frac{\pi}{2} + V$ sur le plan de la matrice, l'autre faisant au point d'activité sécrétoire nulle (intersection de la ligne de force principale et de l'équipotentielle zéro) un angle égal à V sur le plan de la matrice (1).

Nous possédons maintenant tous les éléments nécessaires pour déterminer complètement les spirales planes engendrées par les points de la matrice situés sur la ligne de force principale : en effet, nous connaissons leur point asymptote, leur angle et un de leurs points (ce point est celui qui est situé sur la matrice elle-même).

D'autre part, il est clair que l'axe commun des spirales gauches engendrées par tous les autres points de la matrice est la perpendiculaire élevée en O sur le plan des spirales planes, et, par conséquent, elles sont aussi entièrement déterminées.

Nous avons calculé, à partir des éléments donnés, l'équation générale et les équations particulières de toutes les spirales engendrées par la matrice. Cependant, la forme de ces équations les rend peu maniables et nous ne croyons pas utile de les développer ici.

3. DISCUSSION GÉNÉRALE.

Au terme de cette étude sur la genèse des formations spirales logarithmiques biologiques, il nous paraît opportun de faire le point et de rassembler les notions que nous avons acquises jusqu'ici. En outre, il importe de compléter la discussion purement mathématique qu'on a pu lire par une discussion des aspects biologiques du problème.

Dans ce qui précède, nous avons déterminé les facteurs qui conditionnent la croissance en surface spirale logarithmique. Il nous reste à examiner quelle est l'influence de chacun de ces facteurs dans la détermination de la forme et la façon dont ils peuvent se combiner pour donner naissance aux formes variées à l'infini que l'on trouve dans la nature.

---

(1) Si le point directeur est situé lui-même sur l'équipotentielle zéro, le point asymptote commun des spirales coïncide avec le point directeur.

Dans cet ordre d'idées, nous ne pouvons passer sous silence l'importante contribution de HUXLEY. Le grand mérite de HUXLEY est d'avoir tenté de réduire un grand nombre de phénomènes de croissance à l'action des *gradients de croissance*, combinés à des *centres de croissance* : le potentiel de croissance d'une région ou d'un organe est distribué sous la forme d'un gradient de croissance, avec un point de potentiel maximum ou centre de croissance, à partir duquel le potentiel diminue progressivement vers un point d'activité minimum. HUXLEY a démontré brillamment qu'un grand nombre de structures extrêmement dissemblables peuvent naître de l'action de tels gradients, se combinant de façons variées.

Cette façon de penser, dont on trouve des germes dans D'ARCY-THOMPSON et d'autres auteurs, mais que HUXLEY a été le premier à développer complètement, s'est révélée fructueuse et a dégagé des résultats extrêmement importants dans l'étude du développement des formes.

En ce qui concerne le développement des formes spirales, l'application qui en a été faite est loin d'être toujours exacte. Cependant, cela ne doit pas faire perdre de vue la valeur de l'idée fondamentale. La question est à ce point importante qu'un exposé succinct, mais complet des idées de HUXLEY ne nous paraît pas inutile. C'est en les discutant à fond que nous ferons le mieux ressortir les points les plus importants de nos propres conceptions. Nous citerons des extraits textuels de l'ouvrage de l'auteur et nous les commenterons au fur et à mesure des nécessités. La terminologie utilisée par HUXLEY est quelque peu différente de la nôtre; on peut lui reprocher de faire usage de termes impropres et prêtant à confusion : « longueur », « largeur », « médian », « latéral »; cependant, le texte est assez clair pour qu'on puisse saisir correctement la pensée de l'auteur :

« The most numerous, various and striking of the structures which are based on logarithmic-spiral form and are due to differential accretionary growth are the shells of molluscs... The problems here are identical with those encountered in the rhinoceros horn, except that the horn is solid and uniform throughout, the shell hollow. In both cases, form depends upon constant differential growth-ratios. These are of four types : (1) the ratio of growth in length to that in width; (2) the median growth-ratio; (3) the lateral growth-ratio; (4) the ratio of excess growth at specific arbitrary points to that manifested in the major growth-gradients.

» (1) *Constant differential ratio of length-growth and width-growth :* In the absence of any other differential growth but that between length-growth and width-growth, the shell (or horn) would assume the form of a cone. The value of this first ratio determines the form of such a cone. In the rhinoceros horn, the physiological mechanism at work are (*a*) the rate of production of horn substance, (*b*) the outward spread of the horn-producing area... In the hollow mollusc shell conditions are quite different, and only one factor is at

work, namely, the angle at which the mantle edge is inclined to the main axis of forward growth. This angle is presumably determined chiefly by the form of the body, and may be modified by functional differences. The mantle is thus always laying on material in a direction oblique to the main axis of the shell; the growth-velocities in length and in breath are merely components of this single growth-function.

» (2) *Constant differential ratio as regards growth in the median plane :* If the lenght-width growth-ratio remains constant, but the absolute magnitudes of both components are greatest at one margin, least at the oppositie margin, and are intermediately graded around the two sides of the mantle, our cone will be distorted, and, so long as the growth-ratios concerned remain constant, will grow into a true logarithmic spiral in a single plane. Examples are provided by Nautilus, the majority of Ammonites, and Dentalium. Our first growth-ratio will still decide the form of the cone, but now that the cone is distorted this will be measured by the ratio of the shell-diameter at any place to the length of the shell measured from its origin along the curve of the spiral. The first and second ratio together will decide the tightness with which the spiral is coiled... »

Le lecteur constatera que jusqu'ici les idées émises par HUXLEY sont, dans les grandes lignes, en accord avec nos propres constatations. Nous ne discuterons pas le point soulevé par HUXLEY à propos des facteurs en jeu dans la croissance chez les Mollusques; quelle que soit la solution qu'on propose, les conclusions générales resteront identiques.

Nous ferons cependant ressortir quelques points complémentaires qui ne manquent pas d'intérêt.

Tout d'abord, à propos de la croissance « en cône ». HUXLEY déclare que le rapport entre croissance en « longueur » (1) et croissance en « largeur » détermine la forme du cône. En réalité, ce facteur n'est pas entièrement déterminant. Pour une valeur donnée de ce rapport, on pourra, suivant les cas, obtenir des cônes de formes très différentes. Le raisonnement à tenir est analogue à celui que nous avons développé plus haut à propos de la croissance « en triangle »; il suffit de le transposer des figures planes aux figures tridimensionnelles. Le lecteur fera aisément cette adaptation et nous pouvons nous contenter d'en indiquer la conclusion : la forme du cône ne sera déterminée que si l'on connaît, *outre le rapport de croissance* « longueur-largeur », *un élément purement directionnel*, à savoir le mode d'agencement des incréments successifs lors de la

(1) Dans notre terminologie, croissance en « longueur » se traduit « activité sécrétoire de la matrice », et croissance en « largeur » devient « croissance de la matrice ».

croissance. Celui-ci peut être exprimé en donnant la position du « point directeur normal » de la matrice, point qui sécrète les éléments qui s'alignent constamment sur une normale à la matrice.

Passons maintenant à la croissance « en surface spirale » et illustrons par un exemple l'importance de la position du point directeur normal dans le déterminisme de la forme.

Les positions du point directeur normal peuvent être très diverses et donnent lieu à de très nombreuses combinaisons. Nous n'en étudierons que trois, que nous représenterons schématiquement dans la figure 28.

Comme dans la figure 27, on a dessiné dans les schémas A_1, B_1, C_1 quelques états successifs d'une même matrice en les ramenant dans un même plan, de telle sorte que les lignes de forces principales et les points directeurs normaux coïncident. De plus, on a représenté graphiquement le champ d'activité sécrétoire en portant les valeurs en vecteurs dans le plan du dessin; dans la réalité, on doit se représenter l'activité sécrétoire comme s'exerçant perpendiculairement au plan du papier. Les schémas A_2, B_2, C_2 représentent des coupes suivant la ligne de force principale, à travers les édifices sécrétés par les matrices correspondantes A_1, B_1, C_1. Les combinaisons suivantes ont été représentées .

A. — L'équipotentielle zéro est tangente à la matrice. Autrement dit, il existe sur la matrice au moins un point où l'activité sécrétoire est nulle. Le point directeur normal est sur l'équipotentielle zéro.

B. — L'équipotentielle zéro tombe en dehors de la matrice (autrement dit il n'existe pas de point de la matrice où l'activité sécrétoire soit nulle). Le point directeur normal est un des points de la matrice.

C. — L'équipotentielle zéro tombe en dehors de la matrice. Le point directeur normal tombe en dehors de la matrice, sur l'équipotentielle zéro.

Les éléments de ces trois constructions se calculent aisément d'après les formules indiquées précédemment.

On voit immédiatement les différences profondes dans les édifices engendrés. On remarquera que les valeurs des deux rapports de croissance pour les matrices B et C sont rigoureusement identiques et que cependant les deux édifices sont différents. Ces différences sont dues uniquement à la variation de position du point directeur normal. On pourrait imaginer encore bien d'autres combinaisons de ce genre.

Un autre point qui mérite quelques observations est le suivant : Lorsque au rapport de croissance « longueur-largeur » constant se superpose un rapport constant dans l'activité des deux marges du manteau, la surface conique primitive se déforme et se transforme en une surface spirale logarithmique. Comme le dit HUXLEY dans le passage déjà cité, facile à comprendre et difficile à traduire, c'est de la combinaison des valeurs des deux rapports que dépend l'état

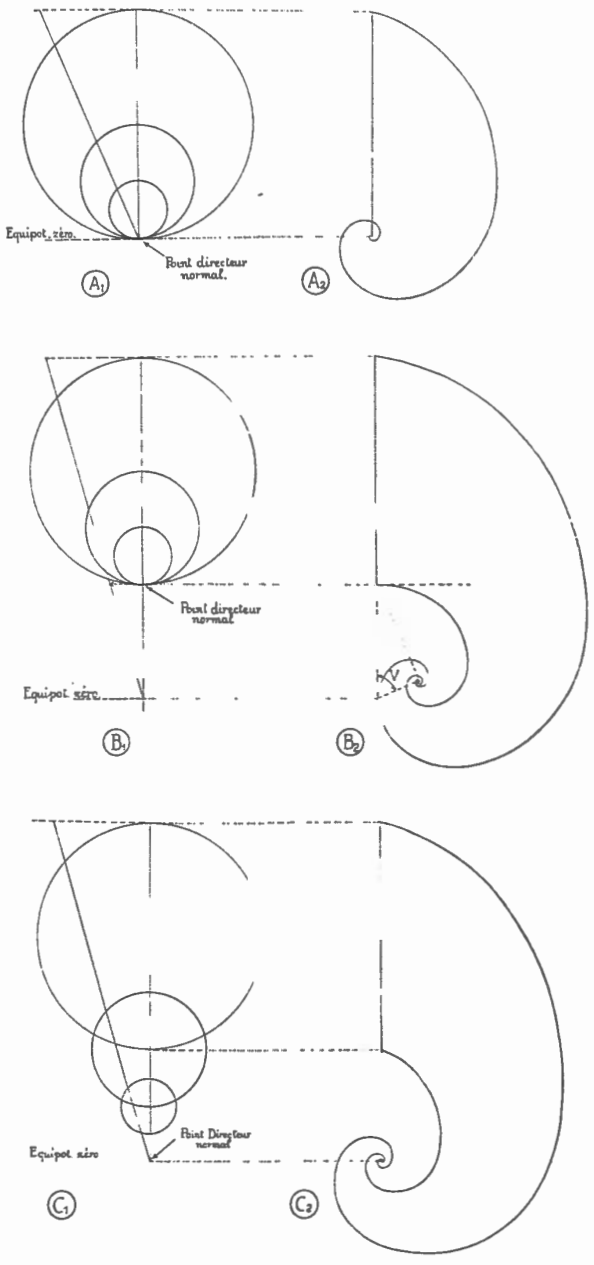

FIG. 28. — Aspects divers d'édifices spiraux suivant la position du point directeur normal : influence des déplacements du point directeur normal le long d'une perpendiculaire à l'équipotentielle zéro.

plus ou moins serré des tours de spire (« the tightness with which the spiral is coiled »). Nous pouvons préciser davantage : Soient AB deux points quelconques d'une matrice, distants à un certain moment t du développement d'une longueur. Supposons qu'en un intervalle de temps de dt les points A et B sécrètent respectivement des quantités de substance $d\sigma_A$ et $d\sigma_B$, et qu'en même temps les points A et B s'écartent d'une longueur $d\lambda$.

Posons

$$p = \frac{d\sigma_A}{d\lambda} \quad \text{et} \quad \varphi = \frac{d\sigma_A}{d\sigma_B};$$

p et φ représentent respectivement les valeurs des deux rapports de croissance dont il est question plus haut.

Posons encore

$$dL = d\lambda \frac{q}{q-1}.$$

Avec ces notations nous tombons dans la discussion étudiée pages 54 et suivantes (1). On y a démontré que

$$\operatorname{tg} V = \frac{1}{r} \quad \text{et} \quad r = \frac{dL}{d\sigma_A},$$

V désignant l'angle de la spirale logarithmique.

A partir de ces données, on obtient facilement

$$\operatorname{tg} V = \frac{p(q-1)}{q}.$$

Les valeurs des deux rapports de croissance sont donc bien les facteurs — et les seuls facteurs — dont dépend la valeur de l'angle de la spirale logarithmique engendrée par la matrice, et l'on sait que la forme d'une spirale logarithmique est entièrement déterminée quand on connaît la valeur de son angle.

Où nous ne sommes plus d'accord avec Huxley, c'est lorsqu'il s'agit de la mesure du premier rapport. D'après lui, « maintenant que le cône est déformé, il sera mesuré par le rapport du diamètre de la coquille à tout endroit à la longueur de la coquille mesurée de son origine le long de la courbe spirale ». Nous nous sommes déjà élevé contre la tentation d'évaluer l'activité sécrétoire des points de la matrice en mesurant la longueur respective des arcs de spirale décrits par ces points entre deux positions successives de la matrice, ou bien

(1) Cette discussion a été faite à propos de spirales logarithmiques planes. Il est facile de montrer qu'elle garde sa valeur pour les surfaces spirales. On notera par ailleurs que, pour une même matrice, les valeurs de p et φ sont identiques quels que soient les points A et B choisis comme référence, à condition que la loi de décroissance des activités sécrétoires le long d'une droite quelconque tracée sur la matrice soit linéaire. Cette condition est remplie dans toute matrice à champ isogonal.

depuis l'origine. Nous avons insisté sur ce fait paradoxal que la longueur des arcs engendrés par deux points de la matrice n'est pas proportionnelle à l'activité sécrétoire de ces points. C'est en réalité une fonction complexe où interviennent non seulement le rapport p des activités sécrétoires, mais encore l'angle de la spirale et la position du point directeur normal. Nous en avons donné une expression numérique dans le cas de spirales planes (voir p. 59); cette expression est compliquée et elle le serait encore beaucoup plus pour des spirales gauches.

Continuons à citer HUXLEY :

« (3) *The lateral growth-ratio* : If in addition to the preceeding two differential growth-ratios, we have also one in a plane inclined (usually, it appears at right-angles) to the median, the result will be that D'ARCY-THOMPSON somewhat loosely speaks of as a « shear » in the plane spiral, with as result a « corkscrew » or turbinate spirale — i.e. a spiral not confined in one plane... Whereas the value of the main or median growth-ratio decides the tightness of the coiling of the main spiral, that of the secondary or lateral growth-ratio decides the degree of distortion of this spiral, the proportionate amount by which it is pushed out of its fundamental plane... »

Sur ce point nous nous sommes déjà expliqué. Nous avons déjà montré que l'introduction d'un gradient « secondaire » latéral ne transforme pas une forme planorbe en forme turbinée, mais change seulement son orientation par rapport à la matrice. Le facteur qui conditionne *à lui seul* l'aspect planorbe ou turbiné d'un édifice spiral est la position du *point directeur normal.*

On peut aboutir à ce résultat en raisonnant par exclusion. Trois éléments — nous l'avons démontré page 58 — suffisent à déterminer *entièrement* la forme de l'édifice engendré par une matrice de forme donnée. Ce sont : 1° la disposition du champ d'activité sécrétoire de la matrice; 2° le rapport de ses accroissements transversaux aux quantités de substance sécrétées par elles; 3° la position du point directeur normal. En faisant varier chacun d'eux isolément, les deux autres restant identiques, on modifie certaines caractéristiques de l'édifice, mais non toutes. C'est dans le premier — la disposition du champ d'activité sécrétoire — que HUXLEY avait cru trouver la raison de l'aspect planorbe ou turbiné de l'édifice; mais nous avons montré qu'en réalité il conditionne seulement *l'orientation de l'axe de l'édifice* par rapport à la matrice. Le deuxième — le rapport des accroissements transversaux de la matrice aux quantités de substance sécrétées — conditionne essentiellement *l'angle des spirales logarithmiques engendrées,* s'il s'agit de spirales planes, *ou bien l'angle de leurs projections sur le plan principal,* s'il s'agit de spirales gauches. On peut y ajouter, en se basant sur un raisonnement analogue à celui que nous avons proposé antérieurement (p. 60), qu'il détermine encore le *volume* total de l'édifice.

Quant au troisième, — la position du point directeur normal, — il détermine à la fois la position du pôle commun de toutes les spirales concourant à la formation de l'édifice, la valeur de la torsion de chacune d'elles et la longueur relative de leurs arcs; c'est donc un élément déterminant de la forme extrêmement important. L'aspect « planorbe » ou « turbiné » d'une coquille dépend essentiellement de la position de l'ombilic (c'est-à-dire du pôle commun des spirales) par rapport à l'édifice, et de la torsion plus ou moins grande des spirales concourant à la formation de l'ensemble. C'est donc bien la position du point directeur normal qui conditionne cet aspect et, mieux encore, est le seul facteur à le conditionner.

En examinant quelques exemples, on se convaincra qu'il en est bien ainsi; de plus, on constatera que, malgré l'aspect très différent, il n'y a *aucune différence essentielle* entre une coquille « planorbe » et une coquille « turbinée ».

Dans les exemples illustrés par la figure 28, nous avions examiné l'influence de variations de position du point directeur normal en faisant se déplacer celui-ci le long d'une ligne de force, en la rapprochant ou l'éloignant de l'équipotentielle zéro. On a observé de profondes modifications dans l'aspect des spirales *planes* passant par la ligne de force principale, mais on n'avait encore trouvé jusqu'ici rien qui permît d'expliquer l'édification de formes « planorbes » ou de formes « turbinées ». C'est en examinant l'effet des variations de position du point directeur normal, non plus le long d'une même ligne de force, mais le long d'une même équipotentielle, que nous allons trouver l'explication cherchée.

Examinons successivement les trois hypothèses suivantes :

A. — La ligne de force principale correspond à un axe de symétrie de la matrice;

B. — La ligne de force principale est sur la matrice, mais est en dehors de l'axe de symétrie de la matrice;

C. — La ligne de force principale est en dehors de la matrice.

Les schémas de la figure 29 correspondent à ces trois cas. En 1, on a représenté les dispositions respectives du champ d'activité sécrétoire et du point directeur normal, en utilisant le même procédé que dans la figure précédente; en 2, on a dessiné une vue en élévation de l'édifice engendré.

Nous savons déjà que dans tous les cas, les spirales engendrées par les points de la matrice compris dans la ligne de force principale engendrent des spirales gauches, à torsion sénestre ou dextre, suivant que les points qui les engendrent se trouvent à gauche ou à droite de la ligne de force principale.

En A, la ligne de force principale est supposée correspondre à un axe de symétrie de la matrice. Dans ce cas, il est clair que les spirales engendrées par les points médians de la matrice seront des spirales planes. L'ombilic sera situé

dans le plan médian de l'édifice et celui-ci aura un aspect parfaitement symétrique. C'est l'aspect typique des formes « planorbes », celui que l'on trouve, par exemple, chez *Planorbis* ou chez *Nautilus* (1).

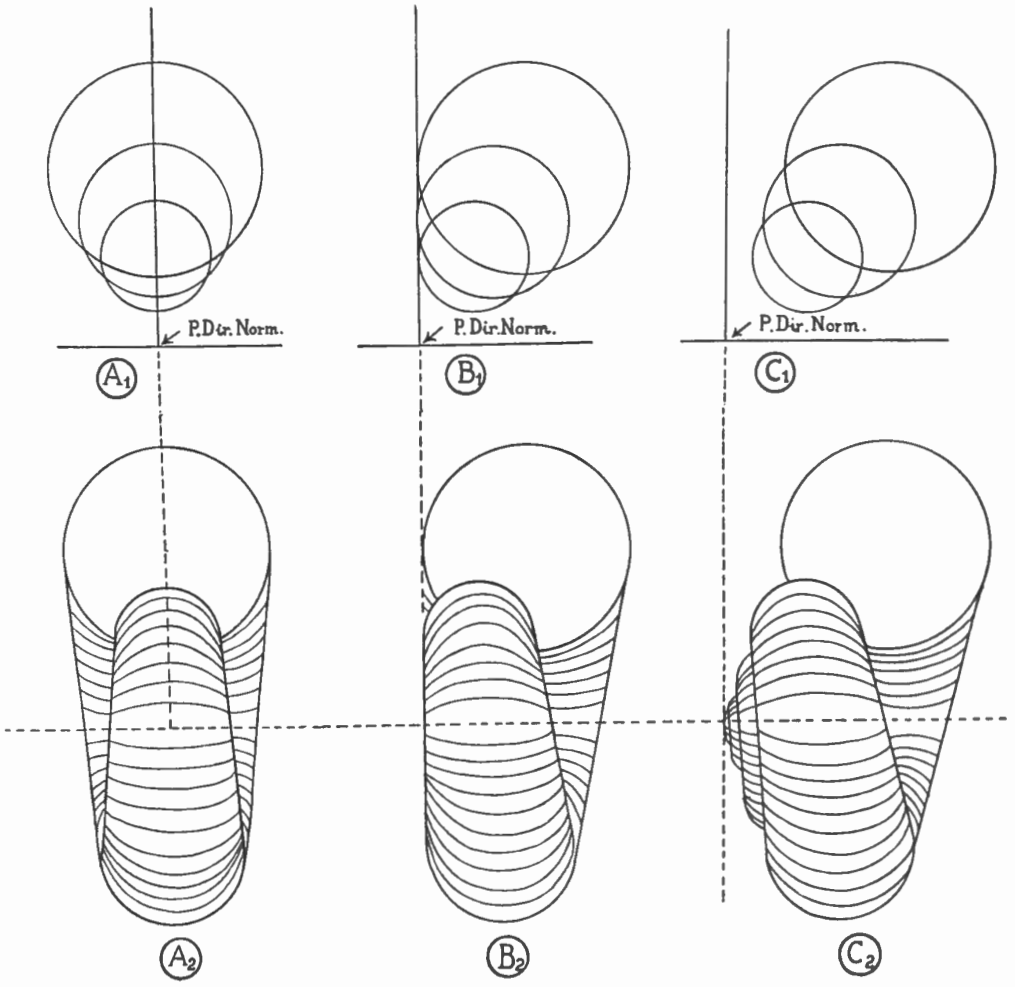

FIG. 29. — Aspects divers d'édifices spiraux suivant la position du point directeur : influence des déplacements du point directeur normal le long d'une parallèle à l'équipotentielle zéro.

---

(1) Des formes telles que *Pecten* appartiennent à la même catégorie; malgré leur aspect tout différent, leurs caractéristiques sont très semblables. La seule différence tient à l'angle beaucoup plus ouvert de leur spirale.

Chez *Planorbis* ou *Nautilus*, la forme de la matrice est presque exactement circulaire. Il n'en est pas nécessairement ainsi. Elle peut être très ovalisée, comme, par exemple, chez *Cypræa*.

En B, la ligne de force principale est supposée passer hors d'un axe de symétrie de la matrice (soit qu'elle passe latéralement par rapport à un axe de symétrie, soit que la matrice soit de forme asymétrique). Comme toujours, les points de la matrice situés le long de la ligne de force principale engendrent des spirales planes, tandis que les autres engendrent des spirales gauches. Par rapport au cas figuré en A, l'aspect de l'édifice s'est déjà profondément modifié. L'ombilic, au lieu de se projeter sur l'axe de symétrie de la matrice, est déjeté sur le côté, de même que le plan contenant les spirales planes. Corrélativement, les spirales engendrées par les points de la matrice les plus éloignés de la ligne de force principale voient leur torsion s'exagérer. L'aspect n'est plus celui d'une forme « planorbe », symétrique, mais n'est pas encore celui d'une forme « turbinée », laquelle ne comprend typiquement pas de spirale plane. Dans le cas représenté dans la figure 29 B, où la ligne de force principale est tangente à la matrice, l'édifice comprend une spirale plane située tout à fait latéralement et des spirales gauches, toutes uniformément à torsion dextre ou sénestre suivant le cas. On rencontre dans la nature des édifices ainsi constitués. On peut les appeler des formes semi-turbinées.

En C, la ligne de force principale tombe en dehors de la matrice. Dans ce cas, la matrice n'engendrera aucune spirale plane et l'édifice sera constitué uniquement de spirales gauches, toutes uniformément sénestres ou dextres suivant les cas. C'est l'aspect typique des formes « turbinées ». On peut faire remarquer qu'on peut passer par des transitions presque insensibles de l'aspect planorbe le plus régulier à l'aspect turbiné le plus accentué, rien qu'en modifiant la position du point directeur normal. Disons-le une fois de plus, en modifiant cette position, on modifie seulement le mode de disposition d'incréments *quantitativement identiques*. Le facteur responsable de l'aspect planorbe ou turbiné est donc un élément directionnel au premier chef.

« (4) Finally, there may be excess or defect of growth-ratio at special points, not in connexion with the main growth-gradient... The most obvious examples of such growth are found in Lamellibranch shells. The ears of the shells of scallops and other species of Pecten are an excellent case. The general growth-gradient is of usual Molluscan type, with high point directly opposite the hinge, and a uniform and symmetrical double gradient extending thence round both sides of the shell. Just before reaching the hinge, however, the growth-ratio, after sinking very low, increases rapidly and then abruptly descends to zero, thus generating the « ears » of the shell.

» A rather different example is provided by the razor-shells (Solen). In these, the normal symmetrical gradient of the Lamellibranch shell with growth-centre oppositie the hinge is completely distorted by the development of a second growth-centre at the morphologically posterior (siphonal) margin of the shell. This occurs, of course, in numerous other forms, making the shell asymmetrical along the antero-posterior axis; but in Solen this « secondary » growth-centre

has become more important than the phylogenetically primarry one, and its markedly higher growth-ratio converts the shell into the well-known elongated blade. »

Cette citation montre que HUXLEY se voit obligé de postuler l'existence de gradients « secondaires » pour rendre compte de la formation d'objets asymétriques, particulièrement chez les Lamellibranches. Ici encore, nos conceptions sont profondément différentes. Nous allons montrer que de tels gradients « secondaires » n'ont pas d'existence réelle et que des coquilles telles que celles de *Pecten* et de *Solen* ne se départissent en rien de la loi de croissance habituelle.

Nous arriverons à cette conclusion en établissant les diagrammes des activités de croissance dans toutes les directions.

Établissons tout d'abord le diagramme de croissance des bords du manteau, tant chez *Solen* que chez *Pecten*. Dans ce but, nous allons utiliser un mode de représentation auquel nous avons eu maintes fois recours : on dessine sur un même diagramme plusieurs états successifs de la matrice (ici le bord du manteau, ou — ce qui revient au même — la marge de la valve) au cours de la croissance, de façon à faire coïncider les points directeurs normaux; ceci revient à supposer le point directeur fixe placé à l'origine d'un système xy de coordonnées cartésiennes, tandis que le reste de la matrice, en s'accroissant, s'étend progressivement dans le plan des xy. Chez *Pecten*, que nous avons déjà étudié à plusieurs reprises dans le cours de cet exposé, aussi bien que chez *Solen*, le point directeur normal est le point du manteau qui correspond à la charnière (1). Les diagrammes de croissance du manteau auront donc l'aspect de la figure 30.

L'étude de ces diagrammes est très intéressante : on a l'impression, en regardant, par exemple, le *Solen*, que l'extrémité siphonale de la valve croît beaucoup plus vite que l'extrémité antisiphonale et que l'activité de croissance dans la direction OC, par exemple, y est beaucoup plus grande que dans la direction OD; c'est ce que disait HUXLEY. Mais en y regardant de plus près, on

---

(1) Lorsque la pointe de l'umbo est située dans le plan de la matrice, c'est l'indice que le point directeur normal se trouve sur l'équipotentielle zéro du système; si elle tombe « au-dessus » du plan de la matrice, le point directeur normal n'est pas sur l'équipotentielle zéro. Ce fait découle directement des relations (fig. 28) développées p. 73.

Chez *Pecten* et la plupart des Lamellibranches, le point d'activité sécrétoire zéro est situé sur la matrice même; on le reconnaît au fait que la coupe suivant le plan directeur ne comporte qu'une *seule* spirale, partant de l'umbo et aboutissant à l'extrémité de la côte directrice; l'umbo est lui-même situé à l'une des extrémités de la matrice (voir, par exemple, fig. 28 *a*). Chez un bivalve, ce point est forcément la charnière.

Si le point d'activité sécrétoire zéro tombe en dehors de la matrice (autrement dit, si l'activité sécrétoire n'est nulle en aucun point de la matrice), le contour comporte *deux* spirales aboutissant respectivement aux deux extrémités de la matrice. L'umbo est alors séparé de la matrice (voir, par exemple, les fig. 28 *b* et 28 *c*).

se convainc de son erreur. Certes, en passant d'un état de la matrice à un autre, un point tel que C s'éloigne plus de O que le point D; seulement les déplacements de C sont toujours dans une proportion constante avec des déplacements de D. Comme les états successifs de la matrice dessinent des figures homothétiques dont le centre d'homothétie est le point O, on a toujours, en désignant par C_1, C_2, D_1, D_2 des positions successives de C et D :

$$\frac{O\,C_2}{O\,C_1} = \frac{O\,D_2}{O\,D_1}.$$

Puisqu'il en est ainsi, les activités de croissance le long de OD et de OC sont *identiques* : un élément d'une longueur donnée sur OD s'accroît en un temps donné de la *même* quantité qu'un élément de même longueur sur OC.

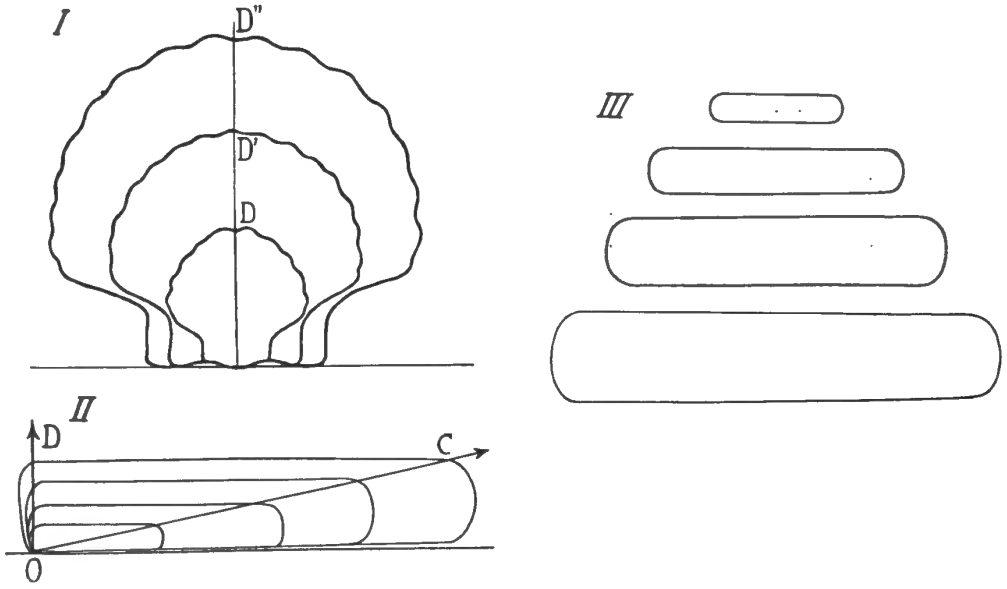

Fig. 30. — Explication dans le texte.

Si, au lieu de croissance radiale, on considère la croissance marginale du manteau, on arrive au même résultat. On a l'impression à première vue que, chez *Solen*, le bord du manteau subit une croissance beaucoup plus active dans la région siphonale que dans la région antisiphonale. C'est une erreur. Un petit élément du bord du manteau en C s'accroît, en un temps donné, de la même quantité qu'un élément de même longueur pris en D; il ne peut en être autrement, puisque les figures successives du manteau sont homothétiques. Ceux qui trouveraient la chose paradoxale n'ont qu'à se représenter des états successifs de la croissance du manteau en les dessinant séparément, comme dans la figure 30, III; ils se convaincront aisément alors, sans même avoir recours à la moindre démonstration géométrique, que ce que nous venons de dire est bien exact.

Tout ce que nous venons de dire s'applique évidemment tout aussi bien à *Pecten*, ou n'importe quelle forme, qu'à *Solen*, que nous venons d'étudier plus spécialement. Dans tous les cas, lorsqu'on croit avoir constaté un excès ou un défaut de croissance en une région, on commet la même faute : on prend pour mesure de l'activité de croissance les accroissements *absolus*, alors qu'il faut prendre les accroissements *par unité de longueur* (cette unité peut être choisie arbitrairement). C'est de la même manière que l'on crée des « centre de croissance » qui n'ont pas d'existence réelle. On arriverait ainsi à dire que chez *Solen*, le point O est un centre de croissance nulle et que le point C est un centre d'activité maximum. En réalité, il n'y a pas de centre dans la croissance du manteau : sa croissance est *toujours* uniforme sur toute la surface qu'il couvre.

Tout ce que nous venons de dire concerne la croissance du manteau, celle qui produit l'accroissement de la matrice dans son propre plan.

Nous aurons peu de chose à dire de l'activité sécrétoire du manteau s'exerçant perpendiculairement à ce plan, ou obliquement par rapport à lui. Nous avons en effet expliqué que la croissance en surface spirale ne peut se concevoir que si cette activité se répartit suivant ce que nous avons appelé un *champ isogonal*; les lignes équipotentielles de ce champ sont toutes parallèles entre elles et perpendiculaires au plan directeur principal; les équipotentielles correspondant à des activités différant successivement d'une unité (cette unité étant arbitraire) sont équidistantes; l'équipotentielle correspondant à l'activité zéro devient l'axe de la surface spirale. Ce champ isogonal conserve dans tous les cas sa régularité, et nous n'avons jamais rencontré aucun indice qui permît de supposer l'existence de centres d'activité supplémentaires. Ceux-ci produiraient évidemment des structures dont la forme se départirait de la forme spirale régulière. Nous n'avons remarqué jusqu'ici rien de pareil, si l'on en excepte toutefois :

1° Les épines qui garnissent les coquilles de certaines formes, comme, par exemple, chez les Lamellibranches, certains *Cardium*, chez les Gastéropodes, les *Murex* et d'autres espèces. Nous sommes d'accord avec Huxley pour les considérer comme produites par des centres localisés d'activité accrue, mais dont l'activité est périodique. Cette périodicité soulève de curieux problèmes, dont l'exposé ne peut être fait ici.

2° Chez un certain nombre de Gastéropodes, les structures aberrantes qui poussent sur les ouvertures des coquilles au moment où l'animal atteint sa taille maximum. Ce sont, par exemple, les grands appendices qui garnissent les coquilles des Murex. Ils doivent être produits par des centres de croissance aberrants, apparaissant au moment même où la coquille achève de s'édifier.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1. La forme caractéristique des coquilles de Lamellibranches n'est pas celle d'une *conchoïde*. Ce sont en réalité des *surfaces spirales logarithmiques*. Ce fait est démontré aussi bien par l'étude du mode de développement que par les mensurations effectuées.

2. Chacune des côtes en creux ou en relief ou des lignes pigmentées tracées sur la surface de la coquille, chez beaucoup de Lamellibranches, représente le lieu géométrique des points sécrétés successivement par un même point du manteau. L'une de ces côtes a la forme d'une *spirale logarithmique plane*; c'est la *côte directrice*, et le plan dans lequel elle est contenue est le *plan directeur* de la coquille. Toutes les autres côtes ont la forme de *spirales logarithmiques gauches*, à torsion relativement dextre ou sénestre, suivant qu'elles sont situées à droite ou à gauche de la côte directrice. Toutes ces spirales ont leur origine et leur pôle communs à l'umbo de la coquille.

Au cours de l'exposé qui précède nous avons discuté les équations de ces courbes, établi les procédés qui peuvent être utilisés pour la mesure de leurs paramètres et montré par des mensurations l'excellente concordance entre les courbes théoriques et les formes naturelles. Nous avons aussi montré que, si diverses que les coquilles d'espèces différentes puissent paraître, leur forme est fondamentalement identique et que leurs différences d'aspect tiennent seulement à des différences dans la valeur des paramètres de leurs spirales.

3. Afin de pouvoir procéder à des comparaisons entre espèces, nous avons cherché à déterminer des caractéristiques quantitatives des coquilles, basées sur leur structure géométrique naturelle et non pas sur des données arbitraires, comme c'était le cas jusqu'ici. La façon la plus rigoureuse d'exprimer la forme d'une coquille étant de fournir les équations de sa surface, nous avons cherché à substituer aux expressions compliquées des équations des surfaces spirales logarithmiques des expressions plus simples, permettant des mensurations en grande série. Nous avons abouti au résultat suivant : la forme d'une coquille de Lamellibranche dont le rebord des valves est plan (c'est le cas le plus fréquent) est entièrement connue lorsqu'on connaît les éléments suivants : 1° l'angle de sa spirale directrice; 2° l'angle d'incidence, c'est-à-dire l'angle que fait le plan directeur avec le plan de fermeture des valves; 3° la forme du bord libre de la

valve. Nous avons démontré qu'à partir de ces éléments on peut calculer tous les paramètres des équations de la surface de la coquille. En vue d'applications pratiques, nous avons développé un procédé qui permet la détermination de ces trois éléments par voie graphique, évitant tout calcul compliqué.

4. La mécanique de développement de ces formes est conditionnée par un petit nombre de facteurs extrêmement *simples* et dont les rapports restent *constants* pendant toute la croissance :

a) La « matrice » sécrétant le calcaire des coquilles est le siège d'un *champ d'activité* disposé comme suit : les lignes d'égal potentiel d'activité sont toutes parallèles entre elles et par conséquent les lignes de force de ce champ, toutes perpendiculaires aux équipotentielles, sont aussi toutes parallèles entre elles. Le long d'une ligne de force, l'activité décroît linéairement; autrement dit, les isopotentielles successives sont équidistantes. Une telle disposition sera appelée un *champ isogonal*.

b) En même temps qu'elle sécrète, la matrice s'accroît dans ses dimensions transversales, ses accroissements étant proportionnels aux quantités de substance sécrétées.

Le caractère fondamental de cette croissance est qu'elle est *homothétique*, c'est-à-dire qu'elle s'effectue de telle sorte que le manteau reste toujours *semblable* et *semblablement placé* par rapport à ce qu'il était antérieurement. Il reste *semblable* à lui-même, ce qui implique que le taux de sa croissance est identique en ses différentes parties. Il est toujours *semblablement placé*, ce qui entraîne l'existence d'éléments « directeurs », c'est-à-dire régissant l'orientation. et qui restent constants pendant toute la croissance.

c) Nous avons démontré que ces deux conditions étant réalisées, l'édifice engendré sera une surface spirale logarithmique. Toutefois la forme de celle-ci n'est entièrement déterminée que si l'on connaît en outre un troisième élément qui, lui, est *directionnel* : cet élément est le mode de superposition des incréments successifs lors de la croissance. On peut le caractériser en déterminant la position du *point directeur normal* de la matrice, point sécrétant de telle sorte que les points homologues successifs engendrés par lui se juxtaposent constamment sans glissement latéral. Ce point directeur normal est un des facteurs les plus importants dans le déterminisme de la forme, des changements dans sa position entraînant des changements de forme très importants.

5. La forme *initiale* du manteau et la position *initiale* du point directeur sont différentes d'une espèce à l'autre. Les facteurs qui les conditionnent nous sont inconnus.

6. La mécanique de développement des formes « planorbes », « semi-turbinées » et « turbinées » est fondamentalement identique. Le « gauchissement » des formes turbinées n'est pas dû à l'action de centres ou de gradients

de croissance agissant latéralement; il est dû seulement à une position différente du point directeur normal. La croissance fortement asymétrique de nombreuses espèces n'est pas due à l'action de centres de croissance secondaires, mais encore une fois à une position différente du point directeur normal.

7. Dans le développement postembryonnaire des coquilles de Lamellibranches, il n'y a pas de « centres de croissance ». La croissance du manteau dans ses dimensions transversales est *uniforme*. Quand à l'activité sécrétoire du manteau, elle est répartie suivant un *champ isogonal*, disposition qui exclut toute idée de centre d'activité.

Laboratoire d'Histologie de la Faculté de Médecine, Université de Bruxelles
et Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

ARCY-THOMPSON (D'), W., *Growth and Form.* (Cambridge Univ. Press., 1917.)

HUXLEY, J. S., *Problems of relative Growth.* (Methuen, London, 1932.)

SPORN, E., *Ueber die Gesetzmässigkeiten im Bau der Muschelgehäuse.* (Arch. Entw. Mech., 107 [1926].)

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

INTRODUCTION 3

PREMIÈRE PARTIE.

La forme géométrique des coquilles de Lamellibranches 7

1. Lamellibranches et conchoïdes 7
2. Lamellibranches et spirales logarithmiques... 12
3. Le plan directeur d'une coquille de Lamellibranche. Forme d'une section passant par le plan directeur 15
4. Les différences de forme des coquilles de Lamellibranches, suivant les valeurs de l'angle de leur spirale 24
5. Forme des côtes non directrices 29
6. Équation générale de la surface d'une valve de Lamellibranche 33
7. Les caractéristiques géométriques naturelles d'une coquille de Lamellibranche 35

DEUXIÈME PARTIE.

La mécanique de développement des spirales logarithmiques 43

1. Genèse de figures planes 47
2. Genèse des spirales gauches et des surfaces spirales 61
3. Discussion générale 70

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS 83

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 86

TABLE DES MATIÈRES 87